

イチゴにおける光合成産物の転流・

分配に関する研究

西 澤 隆

学 位 論 文

イチゴにおける光合成産物の転流・分配に関する研究

東北大学大学院農学研究科

農学専攻（園芸学）

西 沢 隆

指導教官 堀 裕

目 次

緒 言	1
第1章 光合成産物の転流・分配に及ぼす葉位・葉令の影響	5
目 的	
第1節 葉令の異なる葉を1枚残して $^{14}\text{CO}_2$ を同時に施与した場合の転流率	6
第2節 葉位を等しくし、葉令を変えた場合の転流率及び分配率	9
第3節 葉位の異なる葉に $^{14}\text{CO}_2$ を施与した場合の転流率・分配率	16
第4節 全光合成量に対する個々の葉の寄与率	20
第5節 考 察	22
第6節 摘 要	25
第2章 休眠期における形態的特性と光合成産物の蓄積	26
目 的	
第1節 時期別に長日・高温に移した場合の株の生育	27
第2節 形態的にみた休眠導入期	29
第3節 休眠期における体内光合成産物の蓄積	33
第4節 考 察	36
第5節 摘 要	38
第3章 休眠期における光合成産物の転流・分配	39
目 的	
第1節 休眠期における光合成産物の転流・分配	40
第2節 休眠期における根の光合成産物の蓄積形態	43
第3節 休眠期における光合成量と光合成産物の転流・分配	49
第4節 休眠期における光合成産物の部位別の呼吸消失量	57
第5節 考 察	61
第6節 摘 要	65
第4章 果房の発育に伴う貯蔵光合成産物の再転流	67
目 的	

第1節	休眠期における蓄積光合成産物の形態と再転流	68
第2節	花房の発育における貯蔵光合成産物の寄与率	75
第3節	考 察	85
第4節	摘 要	89
第5章	花房の発育期における ^{14}C 光合成産物の転流・分配	90
	目 的	
第1節	^{14}C 光合成産物の転流・分配パターンの経時的変化	91
第2節	花房の発達に伴う ^{14}C 光合成産物の転流・分配 ($^{14}\text{CO}_2$ を最大葉に施与した場合)	93
第3節	花房の発達に伴う光合成産物の転流・分配 ($^{14}\text{CO}_2$ を全葉に施与した場合)	96
第4節	花房の発育に伴う花相互間の ^{14}C 光合成産物の分配	101
第5節	開花期における ^{14}C 光合成産物の花房への取り込み	103
第6節	考 察	107
第7節	摘 要	109
第6章	総合考察	110
	謝 辞	114
	引用文献	115

緒 言

露地栽培におけるイチゴのライフサイクルは、四季成性のものを除けば、夏季後半における子株の定植に始まり、定植後しばらくはランナーの発生が見られる。しかし、秋季に入り、低温・短日になると、ランナーの発生が止まり、生長点部には花房が分化する(8, 12, 28, 40, 41)。更に低温・短日が進むと、新葉の展開速度が遅くなり(72)、葉は小型化して葉柄も短く、いわゆるロゼット状態を呈するようになる。この時期は一般に休眠期と呼ばれ(10, 55)、品種間差はあるものの、一度休眠状態に入った株は、それが打破されない限り、生育に適した長日、高温条件が与えられてもロゼット状態を維持し、新葉葉面積の拡大、葉柄、花柄の伸長、ランナーの発生が抑制され(4, 7, 10, 22, 28, 44, 45, 47, 51, 52, 55, 57, 64, 89, 90, 91, 111)、花は開花・結実はするものの、その後の肥大が進まず、収量は低下する(57, 65)。花芽分化と休眠導入とは時期的にほぼ連続的に進む上、花芽の一部は休眠期中も続けて分化する(41, 56)ため、これら二つの生理的变化を引き起こす条件を厳密に分けることは困難である。またイチゴの休眠を打破するには、一定量の低温を与える必要があり、休眠が十分に打破された株では、その後の長日、高温条件下で、新葉葉面積の拡大、葉柄、花柄及びランナーの伸長、花房の發育を來たす。

このようにイチゴの休眠現象は、秋季における一時的な生育抑制と見ることができるが、根は休眠期でも生長を続けており(65)、加えて休眠覚醒後の長日、高温条件は、新葉の展開や果実の發育肥大を促すと同時に、地下部、特に根重の著しい減少を引き起こす(65, 108)。

一方、栄養生長期から休眠期を経て生長の再開、果実の發育に至る期間における光合成産物の収支についてみると、乾物重の増加速度は、栄養生長期には地上部が地下部を上回り、休眠期では地下部が地上部を上回る(31)。また一般に光合成速度は温度(82, 117, 118, 121)、光の強さ(80)、葉齡(50)、受光態勢(34, 78)などに大きく影響される。更に光合成産物は、長日、高温下で主として地上部に転流し、逆に短日、低温下では主として地下部に転流する(35)。イチゴにおいて生育ステージごとの光合成及び光合成産物の転流、分配についての詳しい報告は見られないが(1, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 78)、休眠期における地下部の糖の蓄積(71, 72, 107)、果実の發育に伴う根重の低下(65)などの報告は、間接的ながら光合成産物が休眠期に根に蓄積され、休眠後の果実の發育に伴って地上部に再転流していることをうかがわせる。しかし、上記の知見を直接立証したものは少ない(76)。そこで本研究では ^{14}C トレーサー法により休眠期前後を中心とした光合成産物の転流・分配の実態を明かにしようとしたものである。す

なわち、まず第1章において基本的な光合成産物の転流、分配に及ぼす葉位及び葉齢の影響を、第2章では休眠期における形態的特性及び同期間中における光合成産物の蓄積量を明らかにしようとした。更に、第3章では、栄養生長期から休眠期にかけて、受光態勢の変化が光合成量に及ぼす影響、光合成産物の蓄積形態について明らかにしようとした。第4章では、果実収量に対して再転流による蓄積光合成産物がどの程度寄与しているかを、また、第5章では、光合成産物の果実の発育に伴う果実内への転流について明らかにしようとした。

本実験を通じて共通の材料及び方法

1) 実験材料

材料はすべて‘ダナー’（宮城県原種苗センター育成のウイルス・フリー株）を供試した。

2) 鉢上げと栽培方法

径24cmの駄温鉢に鉢上げし、鉢土は山砂：ピート＝7：3とした。肥料は、鉢上げ時に1鉢あたりN, P_2O_5 , K_2O それぞれ0.15gを施肥し、以後追肥として住友1号液肥（N： P_2O_5 ： K_2O ＝15：6：6）800倍液を灌水を兼ねて施与した。長日条件は自然日長に白色蛍光灯照射（照度1200－1500 lux）を加えて設定した。

3) $^{14}CO_2$ の施与及び ^{14}C 放射能の測定方法

各実験とも、特に断わらない限り、施与葉を厚さ0.05mmのポリエチレンフィルムバッグで覆い、 $Na^{14}CO_2$ と20%（v/v）の乳酸を反応させて得た $^{14}CO_2$ を、24℃、 $580\mu E/m^2 \cdot sec$ の条件下で施与した。

施与後、一定時間保った後、部位別に解体し、80℃で熱風乾燥した。その後、粉碎試料20－30mgを採って、サンプルオキシダイザー（Aloka ASC-103）で乾式酸化し、液体シンチレーションカウンター（Aloka LSC-900）で含まれる ^{14}C 放射能を測定した。この際シンチレーターは、Hori and Shishido (35), 居城・堀 (42) に従って、トルエン：メチルセロソルブ＝8：2（v/v）に4g/lのオムニフローを加え、1試料の乾式酸化につき、シンチレーター12ml、オキシソルブ4mlを用いた。

4) 光合成速度の測定方法

温度、空気流量は実験によって異なるが、相対湿度は60±5%，光源は東芝500w白熱燈を用い、 $580\mu E/m \cdot sec$ で一定とし、光合成速度の測定は赤外線ガス分析計（Fuji ZAP, Shimazu URA-106）を用いた。

5) ^{14}C 光合成産物の転流率、分配率、及び回収率の表し方

第6章を除き以下のとおりとした。

a) 転流率（%）＝{施与葉を除く植物体全体から回収される全 ^{14}C (dpm) / 植物体全体から回収される ^{14}C (dpm)} × 100

b) 分配率（%）＝{各部位から回収される ^{14}C (dpm) / 施与葉を除く植物体全体

から回収される ^{14}C (d p m) } $\times 100$

c) $\text{RSS} = \{ \text{各部位の } ^{14}\text{C} \text{ 分配率 (\%)} / \text{当該部位の乾物分配率 (\%)} \} \times 100$

d) 回収率 (%) = { 各部位から回収される ^{14}C (d p m) / 呼吸によって失われる C を含む植物体全体から回収される ^{14}C (d p m) } $\times 100$

第 1 章

光合成産物の転流・分配に及ぼす葉位・葉齢の影響

目 的

一般に個葉からの光合成産物の転流・分配は、シンクの容量 (14, 25, 67, 68, 87, 99, 119, 122) や位置 (30, 18, 61, 99) のほか、ソース葉の葉齢 (18, 96, 33, 102) や葉位 (18, 95) の影響を受けることが知られているが、イチゴではその点基本的な知見が乏しい。したがって本章では栄養生長期におけるイチゴの光合成産物の転流・分配に関する葉位、葉齢の影響を¹⁴Cをトレーサーとして明らかにしようとした。

第 1 章における共通の材料及び方法

1 処理 5 個体 (第 4 節は 4 個体) を供試した。

第 1 節

葉齢の異なる葉を1枚残して $^{14}\text{CO}_2$ を同時に施与した場合の転流率

材料及び方法

1983年7月1日に鉢上げし、24/20℃（明期/暗期）、14時間日長の空調ガラス室内で栽培した。8月16日、9月5日、9月15日及び9月25日に、最も若い葉がちょうど展開した株を選んでその葉を標識し、9月25日午前10時に生長点部と標識した葉1枚のみを残して全葉を摘除した。また、同日最も若い展開葉が1/2展開した葉を標識して、上記と同様に摘除した。9月25日午後4時、標識した葉に10 μCi の $^{14}\text{CO}_2$ を30分間施与した。この際施与葉の葉齢はそれぞれ展開後40、20、10、0及び-3日であった。施与後20℃暗黒下に16時間保った後、施与葉とそれ以外の部位に解体、乾燥し、各部位の ^{14}C 放射能を測定した。また施与葉の乾物試料100mgを80%エタノール及び9.6N過塩素酸で順次抽出(39)し、80%エタノール可溶性画分、デンプン画分及び残さの各画分に分け、それぞれに含まれる ^{14}C 放射能を14mlのAquazol-2をシンチレーターとして測定した。

結 果

施与16時間後の全転流率は、施与時の葉齢-3日（以下葉齢-3日と記す）の施与で1%、葉齢0日の施与では3%と低く、その後は葉齢の進行につれて高まり、葉齢40日の施与では44.5%になった（第1図）。施与葉の各画分に含まれる ^{14}C 放射能は葉齢-3日の施与では80%エタノール可溶性画分、デンプン画分及び残さにほぼ均等に分配され、その後の施与では80%エタノール可溶性画分への分配率は急速に高まって、葉齢0日の施与で59%となり、更に葉齢40日の施与では75%になった。一方残さとデンプン画分への分配率は葉齢の進行とともに緩やかに低下し、葉齢40日の施与でそれぞれ10%と14%であった（第2図）。

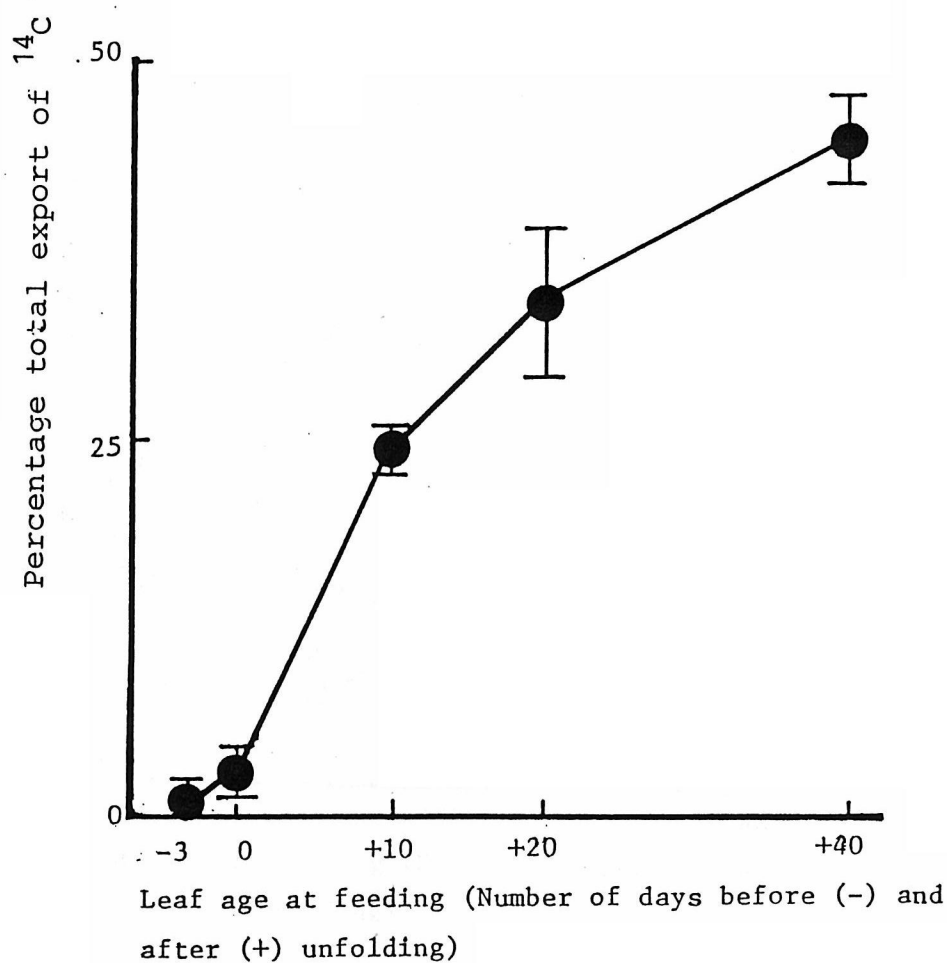


Fig. 1. Current export of ^{14}C -photoassimilates from a single leaf retained alone per plant as affected by leaf age.

The leaves differing in age and position on the stem were fed with $^{14}\text{CO}_2$ at the same time and harvested 16-h after feeding. Vertical bars represent SD.

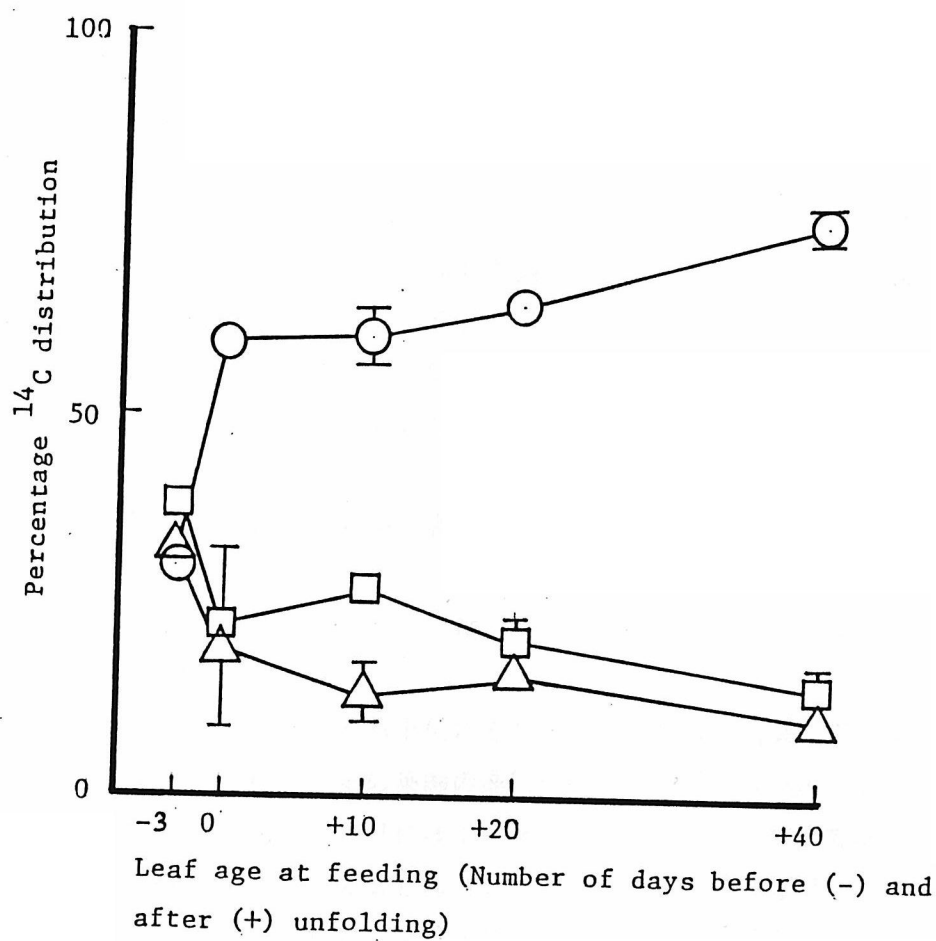


Fig. 2 . Distribution of ^{14}C recovered in the fed leaves 16-h after feeding into 80% ethanol soluble fraction; \circ , crude starch; \square and the residue; \triangle as affected by leaf age. Vertical bars represent SD.

第 2 節

葉位を等しくし，葉齢を変えた場合の全転流率及び分配率

材料及び方法

第1節と同一条件下で育てた株から，9月2日に最も若い葉が1/2展開した株を25個体選んでその葉に標識し，標識した葉とその直下の2葉，及び生長点部を残して全葉を摘除した．9月2日，9月5日，9月15日，9月25日及び10月5日に，それぞれ $10\mu\text{Ci}$ の $^{14}\text{CO}_2$ を，16時から30分間，標識した葉に施与した．その際施与葉の葉齢はそれぞれ展開後-3，0，10，20及び40日であった． $^{14}\text{CO}_2$ 施与後

20℃暗黒下に16時間保った後，各部位の ^{14}C 放射能を測定した．

結 果

各施与時期において施与葉から上位にそれぞれ2-9枚の新葉（以下新展開葉と記す）がみられた．全乾物重は施与葉の葉齢の進行に伴い，葉齢-3日の2gから10日の3gまで漸増し，更に葉齢40日には12gまで急増した．部位別では，葉重の増加が大きく，施与葉の葉齢10日の2gに対し，葉齢40日には8gであった．一方，根とクラウンは共に緩やかに増加し，葉齢40日でそれぞれ3及び1gであった（第3図）．

施与16時間後の全転流率は，施与葉の葉齢-3日の施与では3%であったが，葉齢40日の施与では45%になった（第4図）．

葉齢-3日の施与では，葉に13%，クラウンに6%及び根に81%が分配された．葉への分配率は，葉齢10日の施与で49%になった後低下し，葉齢40日の施与では35%にとどまった．反対に根への分配率は葉齢10日の施与で41%に低下した後高まり，葉齢40日の施与では57%になった．一方，クラウンへの分配率はいずれの葉齢でも10%以下であった（第5図）

RSSは葉齢20-40日施与のクラウンでやや高かったほかは，分配率の変化と比較的良く一致していた（第1表）．

各葉への分配率は，葉齢-3日の施与で施与葉直下の2葉が高く，葉齢0日の施与では施与葉直下の2葉と新展開葉とにほぼ等しく分配された．しかし，葉齢10日以降の施与では，大部分が新展開葉に分配され，かつ葉齢10日の施与では主として下位葉か

ら数えて第5葉（以下L5と記す）に，また葉齡20日の施与では主としてL6に分配された（第6図）．一方RSSは，施与葉の葉齡にかかわらず，未展開の上位3葉で特に高かった（第7図）．

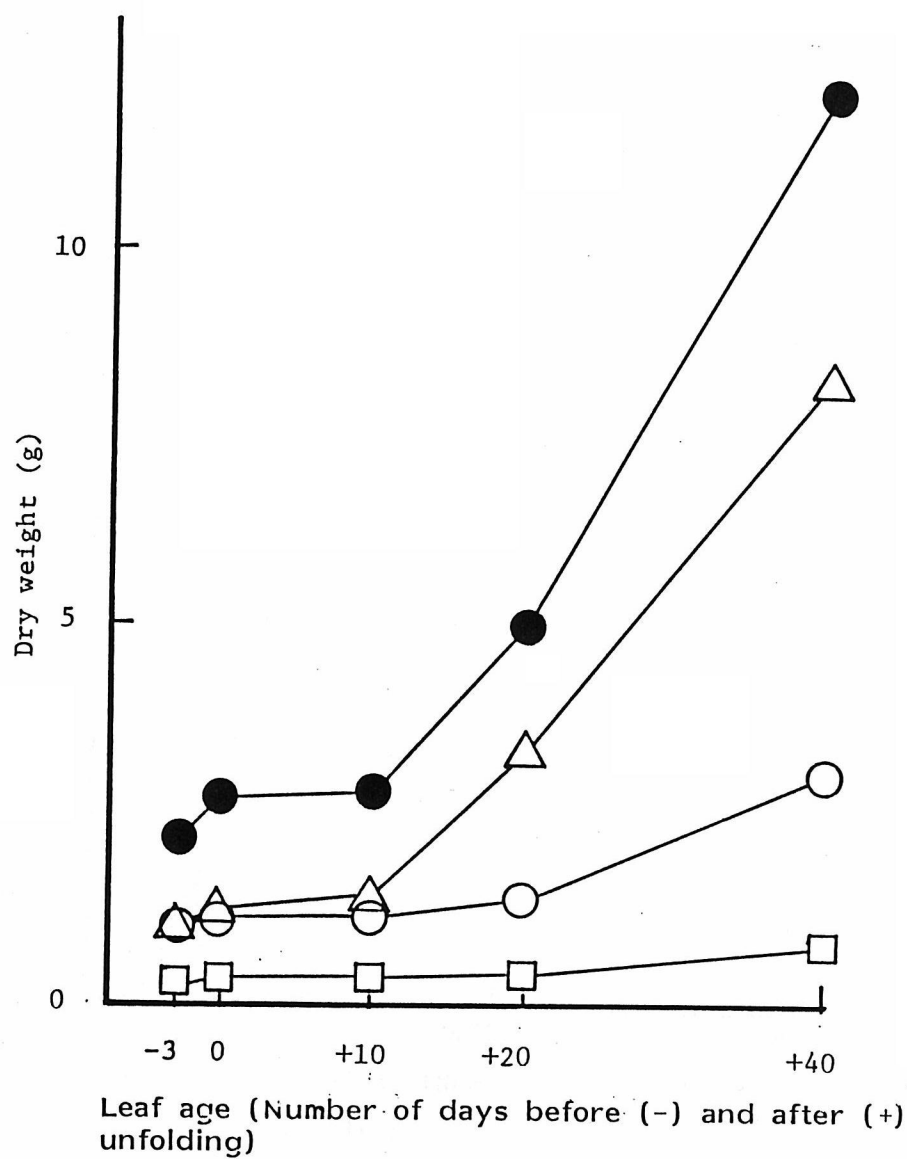


Fig.3 . Changes with time in dry weights of leaves; Δ , crown; \square , roots; \circ and whole plant; \bullet .

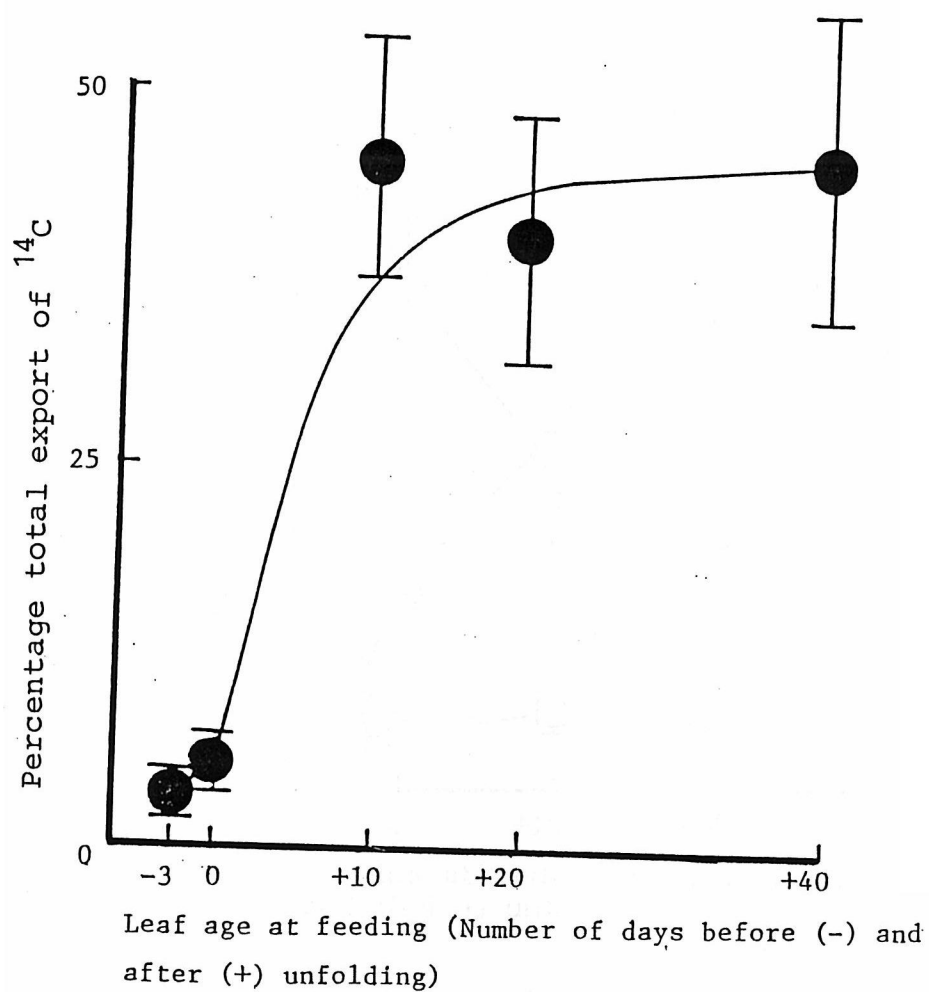


Fig. 4 . Current export of ^{14}C -photoassimilates from each individual leaf as affected by leaf age at feeding. The leaves on the same position were fed separately with $^{14}\text{CO}_2$ at different leaf ages and harvested 16-h after feeding. Vertical bars represent SD.

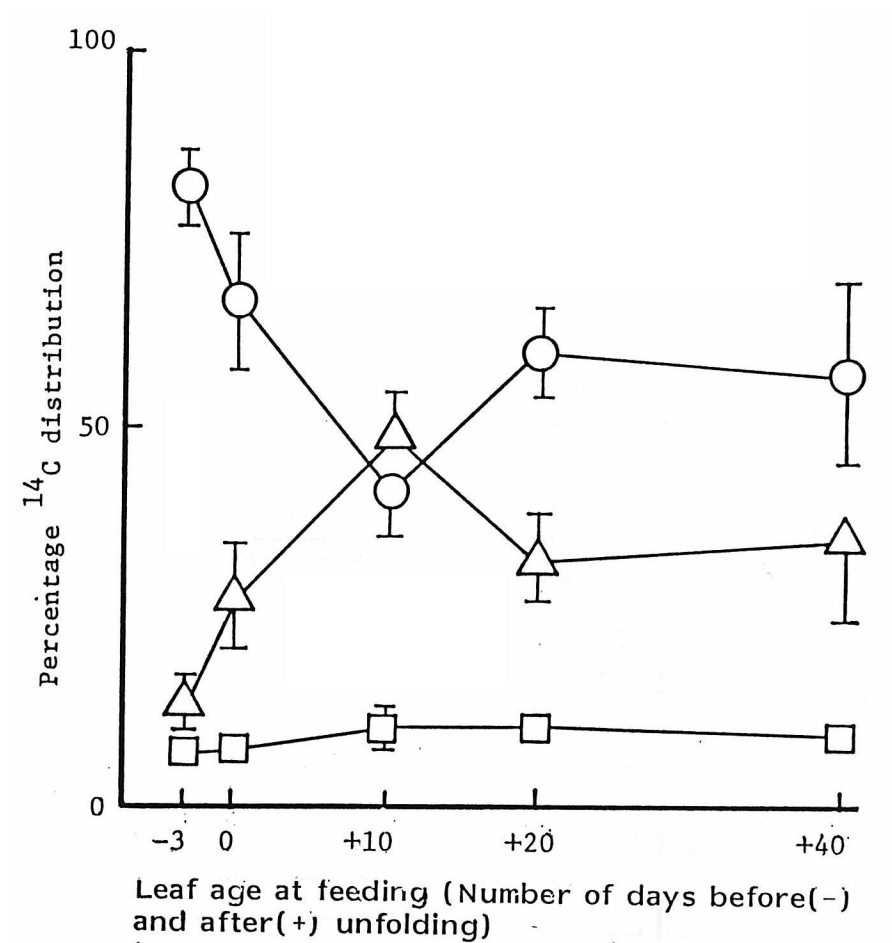


Fig. 5 . Distribution of ^{14}C -photoassimilates to leaves; Δ , crown; \square and roots; \circ as affected by leaf age. Vertical bars represent SD.

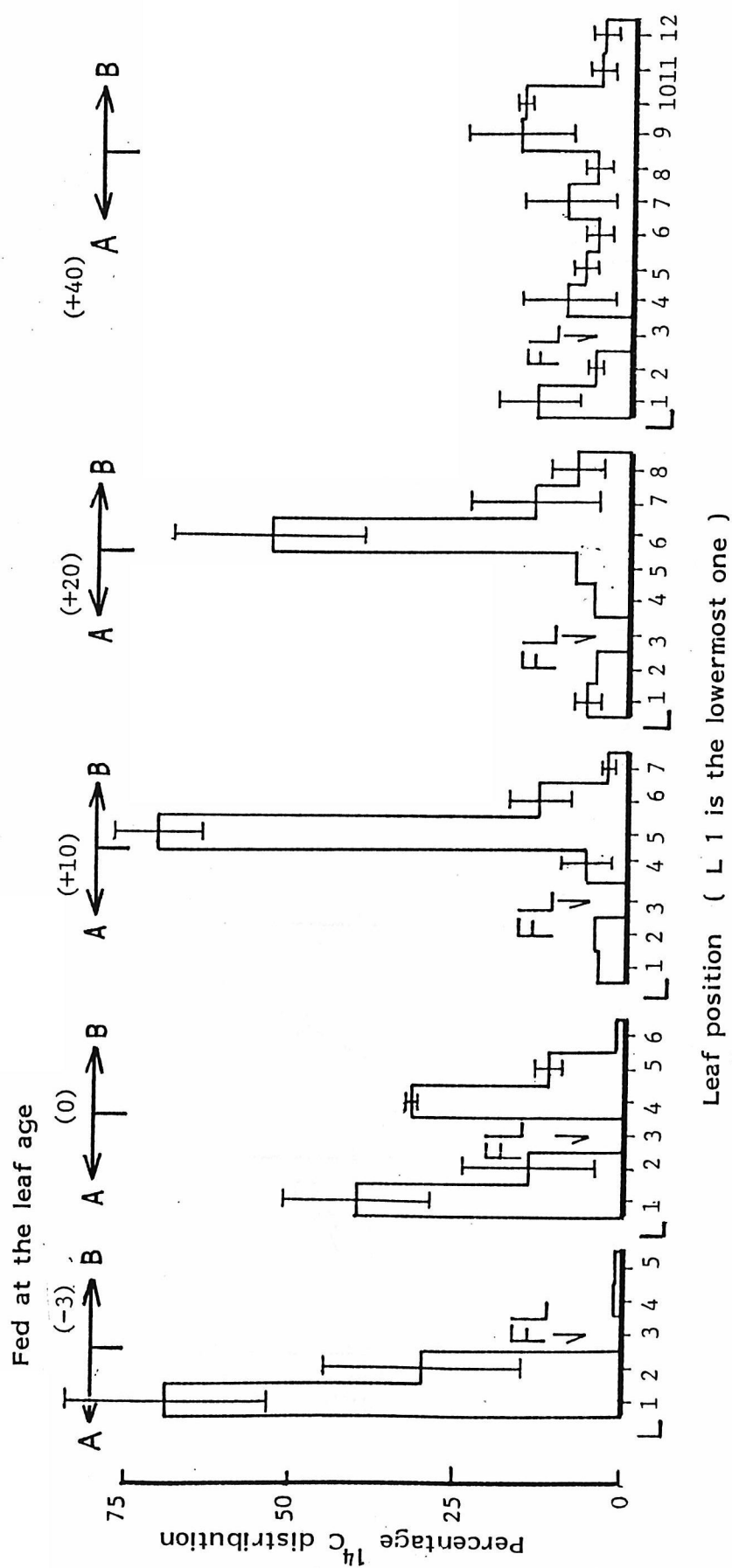


Fig. 6. Distribution of ^{14}C -photoassimilates among individual leaves as affected by the age of fed leaves. L 3 is the fed leaf. Leaves A are unfolded and leaves B are developing ones. Vertical bars represent SD.

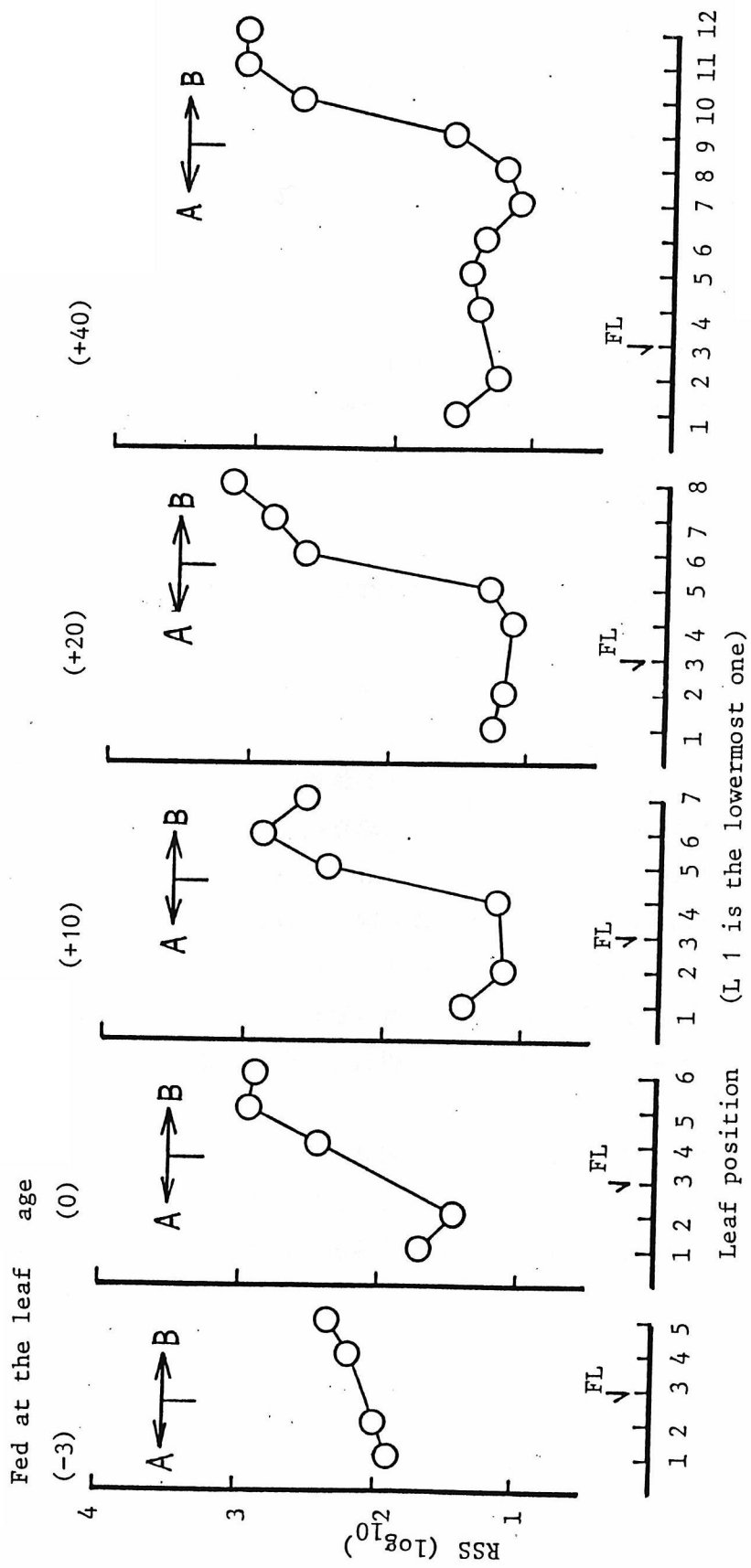


Fig.7. RSS values in individual leaves as affected by the leaf age of fed leaves.
L 3 is the fed leaf. Leaves A are unfolded and leaves B are developing ones.

第 3 節

葉位の異なる葉に $^{14}\text{CO}_2$ を施与した場合の転流率及び分配率

材料及び方法

1984年8月15日に鉢上げした子株を、10月10日、上位7枚の展開葉と生長点部を残して下位葉を摘除し、展開葉のうち最下位葉をL1、最上位葉をL7とした。またこのときL1の葉齢は展開後41日、L7は0日であった。

10月10日、 $10\mu\text{Ci}$ の $^{14}\text{CO}_2$ をL1、L3、L5及びL7の各葉に16時から30分間施与し、20℃暗黒下に16時間保った後、各部位の ^{14}C 放射能を測定した。

結 果

出葉間隔は約7日で、施与時の葉齢はそれぞれL1で41日、L3で27日、L5で14日及びL7で0日であり、生長点部には3枚の未展開葉がみられた。施与16時間後の全転流率はL1からL5で40–50%と比較的高かったが、L7施与では12%にすぎなかった。葉への分配率はL1施与の12%からL7施与の58%まで高まった。反対に根への分配率は、L1施与の75%からL7施与の29%まで低下した。一方、クラウンへの分配率は、施与葉の葉位にかかわらず約13%であった(第8図)。しかしRSSは、特にL1–L5に施与した場合の根で高く、未展開葉では施与葉位が高いほど高かった(第2表)。

個々の葉への分配率は、いずれの施与区でも展開葉より未展開葉が高く、未展開葉の合計では、L1の施与の40%に対し、L7施与では85%になった。なお、分配率に関しては葉序に対応する特異性はみられなかった(第9図)。

Table 1. RSS values in plant parts as affected by the age of fed leaves. (Expt. 2).

Age of fed leaf ^z	Plant parts		
	Roots	Crown	Leaves
- 3	172	62	31
0	148	53	64
+10	92	79	115
+20	190	121	51
+40	210	130	52

^z Days before (-) and after (+) unfolding

Table 2. RSS values in plant parts as affected by the age of fed leaves (Expt. 3).

Position ^z of fed leaf	Plant parts			
	Roots	Crown	Old leaves ^y	New apical growth ^x
L 1	266	134	13	91
L 3	273	204	14	291
L 5	219	128	10	548
L 7	102	156	16	785

^z L 1 is the lowermost one, and L 7 is the just fully-unfolded one.

^y L 1 to L 7 except the fed leaf.

^x Mainly of 3 newly developing leaves.

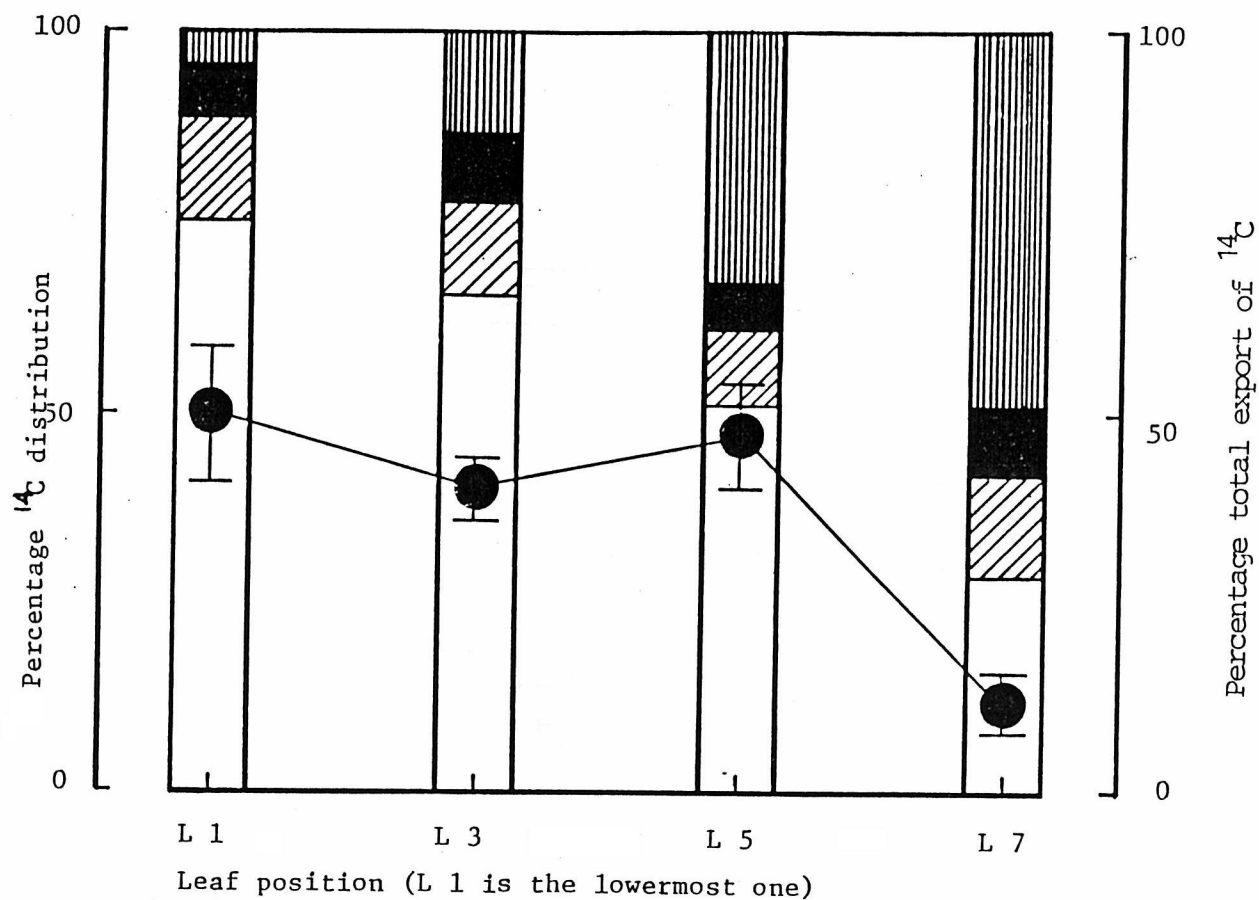


Fig. 8. Current export and distribution pattern of ^{14}C -photoassimilates 16-h after feeding as affected by the age and position fed leaves. L1 is the lowermost one and L7 is the uppermost just unfolded one.

Total export; ●—● and distribution to roots; □, crown; ▨, old leaves from L 1 to L 7 except the fed leaf; ■, new apical growth mainly of 3 developing leaves from L 8 to L 10; ▤. Vertical bars represent SD.

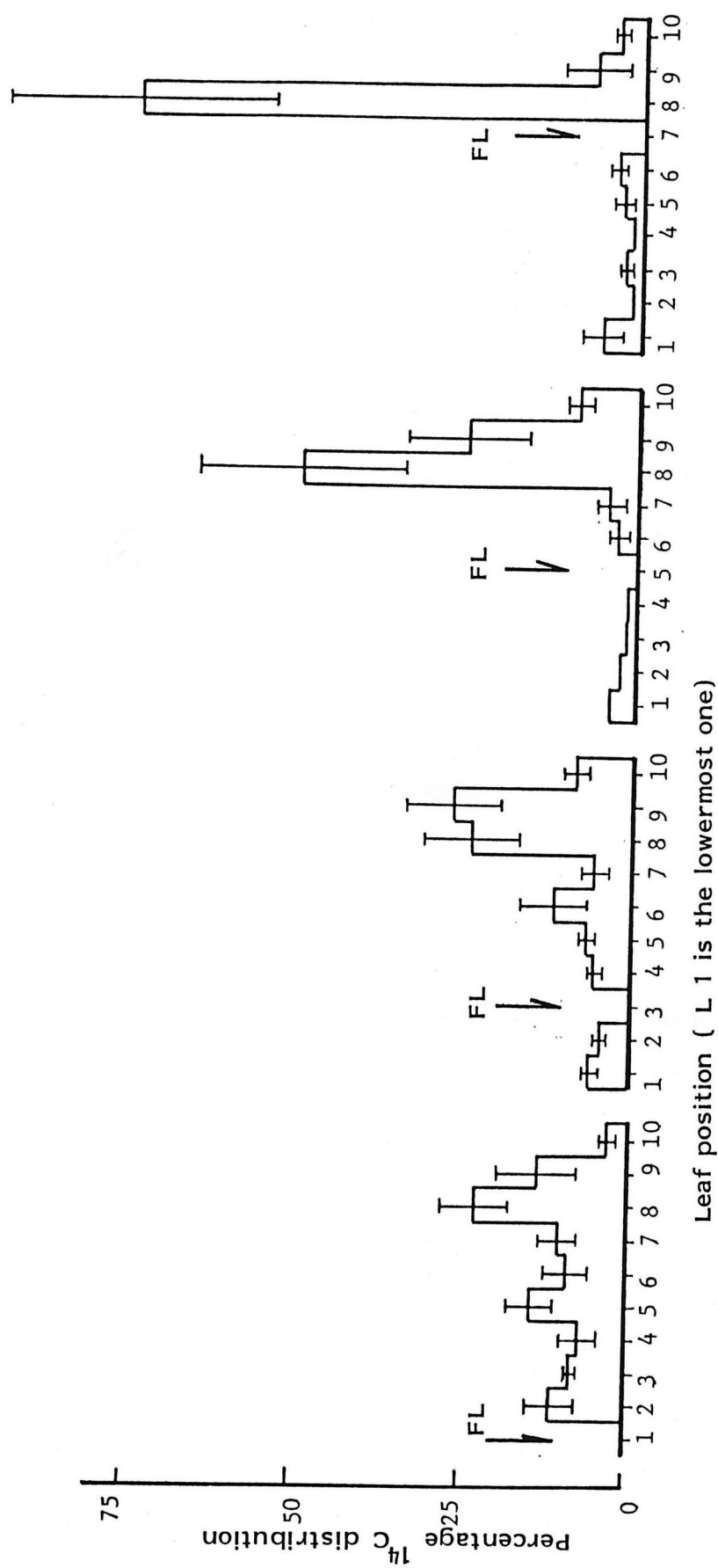


Fig.9. Distribution of ^{14}C -photoassimilates among individual leaves as affected by the age and position of fed leaves. FL indicate the position of fed leaf. Vertical bars represent SD.

第 4 節

全光合成量に対する個々の葉の寄与率

材料及び方法

1984年8月15日、子株を鉢上げし、10月10日、上位7枚の展開葉と生長点部を残して下位葉を摘除後、株全体を $40 \times 60 \times 30$ cmの亚克力製同化箱内に搬入し、温度 24°C 、 $580 \mu\text{E}/\text{m}^2 \cdot \text{sec}$ 、空気 (CO_2 濃度 $390-410$ ppmの外気)、流量 $8 \text{ l}/\text{min}$ の条件下で光合成させ、株全体の光合成量を測定した。その後L1を摘除し、切除部をワセリンでシールした後、再び株全体の光合成量を測定し、前後の差を摘除した葉の光合成量とした。また光合成量を葉面積で除して光合成速度とした。更に摘除した葉は葉柄部を水切りし、先端小葉のみを残して $15 \times 15 \times 2$ cmの亚克力製同化箱内に入れ、温度 24°C 、 $580 \mu\text{E}/\text{m}^2 \cdot \text{sec}$ 、空気 (CO_2 濃度 400 ppmを含む) 流量 $3 \text{ l}/\text{min}$ の条件下で光合成させ、光合成速度を測定し、当該葉の光合成能力とした。同様の操作でL2から順にL7までを摘除して、そのたびに光合成速度を測定し、各個葉の光合成量及び光合成能力を求めた。

結 果

葉面積はL1からL4まではいずれも 130 cm^2 前後で大差なく、L5、L6は共に 160 cm^2 前後で最大値を示したが、L7は 60 cm^2 で展開途中であった。一株の全光合成量は $96 \text{ mg CO}_2/\text{h}$ であり、全光合成量に対する各葉の寄与率を

$$\text{寄与率}(\%) = \{ \text{各個葉の光合成量} / \text{株全体の光合成量} \} \times 100$$

とすると、寄与率はL1の8%からL4の15%まで徐々に高まり、L5で25%と最高値になった。しかし、L6では20%とやや低下し、L7では7%と更に低下した。切り葉で測定した個々の葉の光合成速度はL1からL5では $18.0-19.5 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2 \cdot \text{h}$ と大差なく、L6、L7では $15 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2 \cdot \text{h}$ 前後でやや低かった(第10図)。

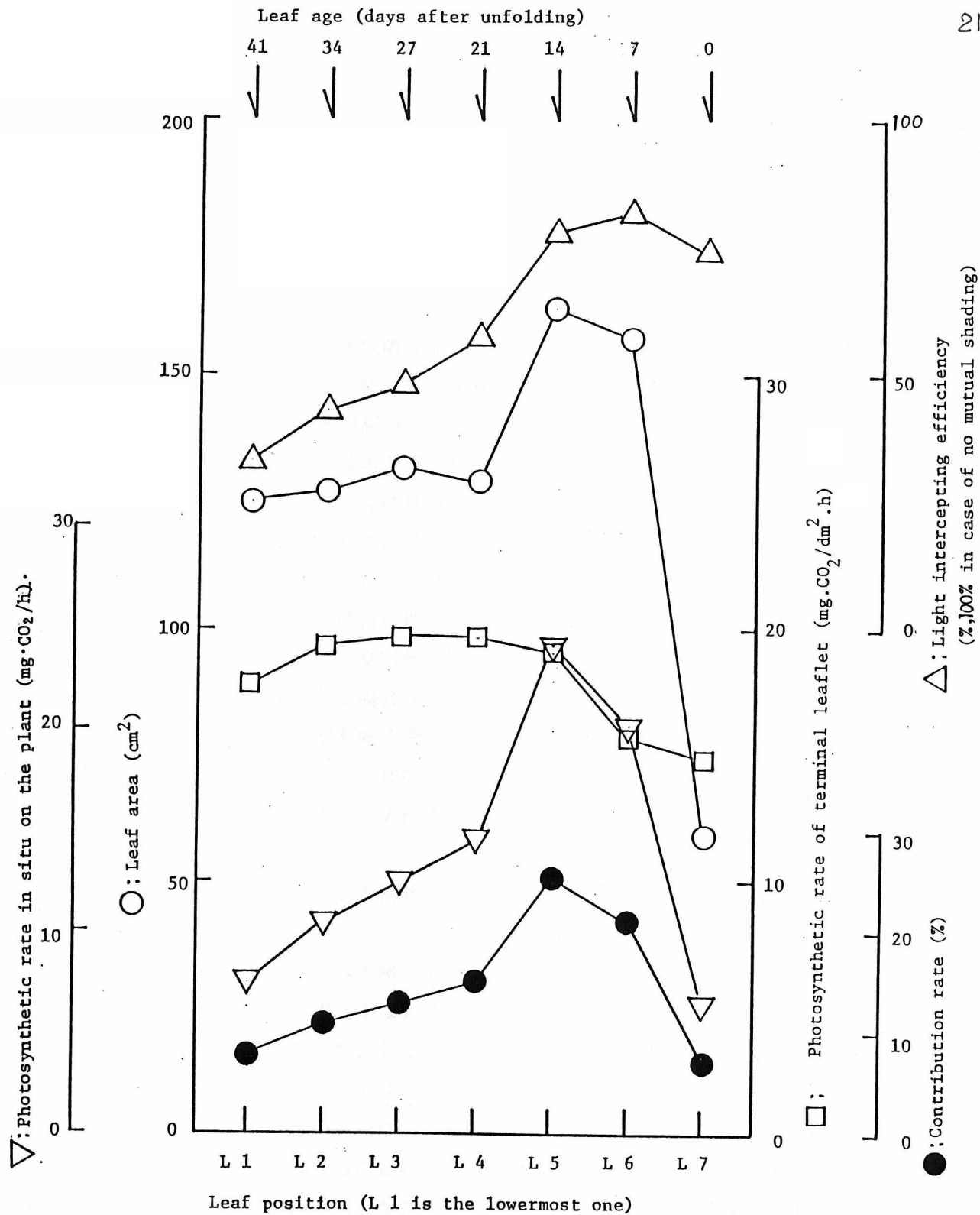


Fig.10. Parameters associated with photosynthetic capacity of 7 successive leaves of intact plants.

第 5 節

考 察

第1－3節で、それぞれ葉齢、葉位の異なる葉に¹⁴Cを施与した場合、施与16時間後の全転流率はいずれも葉齢が進むに従って高まり、光合成産物の転流がシンク容量よりもソースの葉齢に影響される比率が高いことが明かとなった（第1，4図）。また、葉齢が進むに従って施与葉中の80％エタノール可溶性画分への分配率が高まったことから、葉齢が若い間は光合成産物の多くは葉自身の生長に消費されるが、展開後、葉齢の進行に伴って糖その他の可溶性物質に採り込まれる割合が高まり（123），ソースとしての働きが増加するものと考えられた（第2図）。

一方分配率は、施与葉の葉齢の進行に伴うシンク各部位の容量の相対的变化と施与葉の葉位に左右され（第5図），シンク容量が等しい場合でも施与葉が相対的に上位にある場合は生長点に、また下位にある場合は根に多く分配される（68）ものと考えられた。

光合成産物の分配が葉位の影響を強く受ける例は幾つかの植物でみられる（103）。イチゴは2／5の葉序とされている（126）が、それに対応する分配の偏りがみられなかった（第9図）ことからクラウン内の維管束の網状連絡が十分に発達しているものと考えられた。

上位7葉の展開葉を残して下位葉を摘除し、株の真上から光を照射した場合、全光合成量に対する各葉の寄与率は、L1では8％であったが、L5では25％，L6では21％と高かった（第10図）。本実験の結果を8葉期のトマトで行なわれた実験

（34）と比較すると、トマトの寄与率はL3からL6でそれぞれ約20％と高く、L1，L2及びL7では4％以下であった。トマトとイチゴのこのような葉位による寄与率の差異は、ロゼット茎を有するイチゴでは下位葉ほど相互遮へいの影響を受け易いためと考えられる。このような寄与率の違いは、個々の葉の受光態勢と光合成能力（各葉が本来持っている光合成速度）が異なることによるものと考えられる。ここで光合成能力は切り葉で測定した先端小葉の値で示したが、その値はL6とL7で幾分低いほかはほぼ同じであった。一方、i n t a c tな状態での各葉の光合成量は、L7でやや低いほかはほぼ寄与率と同じ傾向で推移した。この際切り葉での光合成速度と、それに対応する葉のi n t a c tな状態での光合成速度の比を「受光態勢指数」として次式で表わした。

受光態勢指数＝（i n t a c tな状態での葉位別の光合速度／当該葉先端小葉の切り葉での光合成速度）×100

受光態勢指数はL5からL7で74-82と比較的高かったが、下位葉では低く、特にL1では33にすぎなかった(第10図)。

ここで各個葉で呼吸による光合成産物の消失割合がすべて等しいと仮定し、また各個葉の光合成能力に由来する各シンク部位における光合成産物の蓄積量の総計を100として、各個葉の各シンク部位及びシンク全体としての蓄積量に対する寄与度を計算した(第3表)。ここでL1-L7の光合成量は第10図によった。またL1, L3, L5, L7からの全転流率及び分配率は第8図により、またL2, L4, L6からのそれらは第8図から内挿法によって求めた。その結果、全蓄積量に対する最大寄与率はL5の30%、次いでL4の17%、L6の16%であり、L7のそれはわずか2%にすぎなかった。またシンク各部位の蓄積量に対してもL5が常に最大の寄与率を示した。なお、本実験は栄養生長期にある個体を用いたが、このような相互遮へいの影響及び光合成産物の転流・分配に関して、イチゴのように厳寒期にも緑葉を有する植物は、その生育ステージないし環境条件の影響がかなり大きいものと予想される。したがって今後は花芽分化期や休眠期についても検討を加え、各ステージにおける葉の役割を明らかにする必要がある。

Table 3. Tentative estimation of total export and distribution of currently assimilated carbon from individual leaves. The total sum of ^{14}C recovered in the whole plant was normalized to 100 (calculated with the data from Expt.3 and 4).

Source ^z leaf	Plant parts				Total
	Roots	Crown	Old leaves ^y	New apical leaves ^x	
L 1	7.28	1.28	0.69	0.45	9.70
L 2	8.69	1.55	0.98	1.11	12.33
L 3	8.58	1.55	1.16	1.74	13.03
L 4	9.76	1.81	1.26	3.87	16.70
L 5	15.42	2.97	1.90	9.96	30.25
L 6	6.32	1.84	1.21	6.54	15.91
L 7	0.59	0.28	0.18	1.03	2.08

^zL 1 is the lowermost one, and L 7 is the just fully-unfolded one.

^yL 1 is to L 7 except the fed leaf.

^xMainly of 3 newly developing leaves.

第 6 節

摘 要

栄養生長期のイチゴにおける光合成産物の転流・分配について、 ^{14}C をトレーサーとして検討した。

(1) 葉齢、葉位を変えて一枚の葉に ^{14}C を施与した場合、全転流率はシンク容量や施与葉の葉位よりは施与葉の葉齢の影響を強く受け、葉齢が若いほどエタノール可溶性画分に取り込まれる ^{14}C の割合は低く、デンプンや残さの割合が高いことから、未展開の葉は主にシンクとして働き、光合成産物の大半をそれ自身の生長に消費することが明かとなった。

(2) 光合成産物の分配パターンは、施与葉の葉位とシンクの容量によって変化し、本葉7枚を残して下位葉を摘除した場合、分配率は下位葉に施与した場合は根で高く、上位葉では生長点部で高かった。また、葉相互間では、施与葉の位置によらず常に未展開葉が高く、かつ一定の偏りがなかったことから、イチゴはクラウン内の維管束の網状連絡が十分に発達しており、光合成産物の転流に関しては2/5の葉序の影響はないものと考えられた。

(3) 本葉を7枚に摘除し、株の全光合成量に対する各葉の寄与率を求めると、i n - t a c t な状態ではL5、L6で寄与率が高く、L1-L4はいずれも15%以下であったが、切り葉の光合成速度はL1-L5で大差はなかった。また相互遮へいは上位3葉では20%程度であるのに対し、下位葉では次第に大きくなり、L1では67%になった。したがって、栄養生長期にあるイチゴでは上位2ないし3葉の展開葉が高い光合成量を有し、光合成産物の分配量も、いずれの部位においてもこれらの葉からのものが最大であることが明かとなった。

第 2 章

休眠期における形態的特性と光合成産物の蓄積

目 的

我が国のイチゴ品種の多くは秋季の低温、短日条件によって休眠に入る (31, 32, 53, 55, 56, 66, 72, 108, 110, 112) 。休眠に入った株は、(1) 新葉の葉柄の伸長及び葉身の展開が抑制される、(2) 花柄長が短い、(3) 株全体がわい化する、などの形態的特徴が見られる。

イチゴが休眠状態に入るには、花芽分化に要する低温、短日条件よりも低い温度、短い日長を要し (57) 、一度休眠状態に入った後旺盛な生育を再開するには、株が一定期間低温に遭遇しなければならない (7, 21, 111, 115) 。このような低温要求期間は、品種間によって大きく異なり、促成栽培上重要な性質である。

休眠状態をもたらす内的要因としては、体内炭水化物の蓄積 (9, 71) や ABA 様の抑制物質の増加 (13, 57, 58, 59, 114) などが考えられてきたが、未だに定説はない。また植物の休眠現象は、冬芽 (37, 100, 124) 、塊茎 (70) 、球根 (101, 120) などでも認められるが、イチゴでは休眠中も、(1) 地上部が枯死せず、葉にクロロフィルを蓄え、(108, 109) 、(2) 花芽及び地下部の生長が継続している (65, 131) ことが大きな特徴である。Darrow (10) 、新美ら (71) は休眠期におけるデンプン及び糖の蓄積を認め、それが特に根において著しいことを報告しているが、これらはいずれも地上部がわい化して、その生長が抑制されるにつれて光合成産物が主として地下部に転流し、蓄積する結果と考えられる。

そこで本章では、第1節において休眠期の形態的特性を、第2節において栄養生長期から休眠期にかけての植物体各部位での光合成産物の蓄積を明かにしようとした。

第2章に共通の材料及び方法

各実験とも1処理5個体を供試した。

第 1 節

時期別に長日・高温条件に移した場合の株の生育

材料及び方法

1980年8月16日、子株を鉢上げ後露地栽培し、12月18日から実験終了期まで、凍害防止のために厚さ0.1mmの透明ビニールフィルムでトンネル被覆した。9月20日から12月25日までの間、計7回、それぞれ最新葉が1/3展開したものを選んだ。上位4葉の完全展開葉と生長点部を残して下位葉を摘除し、27/17（明期/暗期）℃、16時間日長の空調ガラス室内に移し、30日間栽培した。この間展開した葉のうち、上位葉から数えて第3葉（以下新生第3葉と記す）の葉柄長及び展開した全葉の葉面積を測定して、休眠状態の指標とした。

結 果

処理後の新生第3葉葉柄長は、9月20日に移した区から、移す時期が遅れるに従って短くなり、11月3日に移した区で7cmと最低値を示した。しかし、その後に移した区では伸長を回復し、12月25日に移した区では9月20日に移した区の値にほぼ等しい12cmになった。葉面積も同様に10月4日に移した区から、移す時期が遅れるに従って減少し、11月3日に移した区で300cm²と最低値を示した。しかし、その後に移した区では漸次回復し、12月25日に移した区では900cm²になった（第11図）。

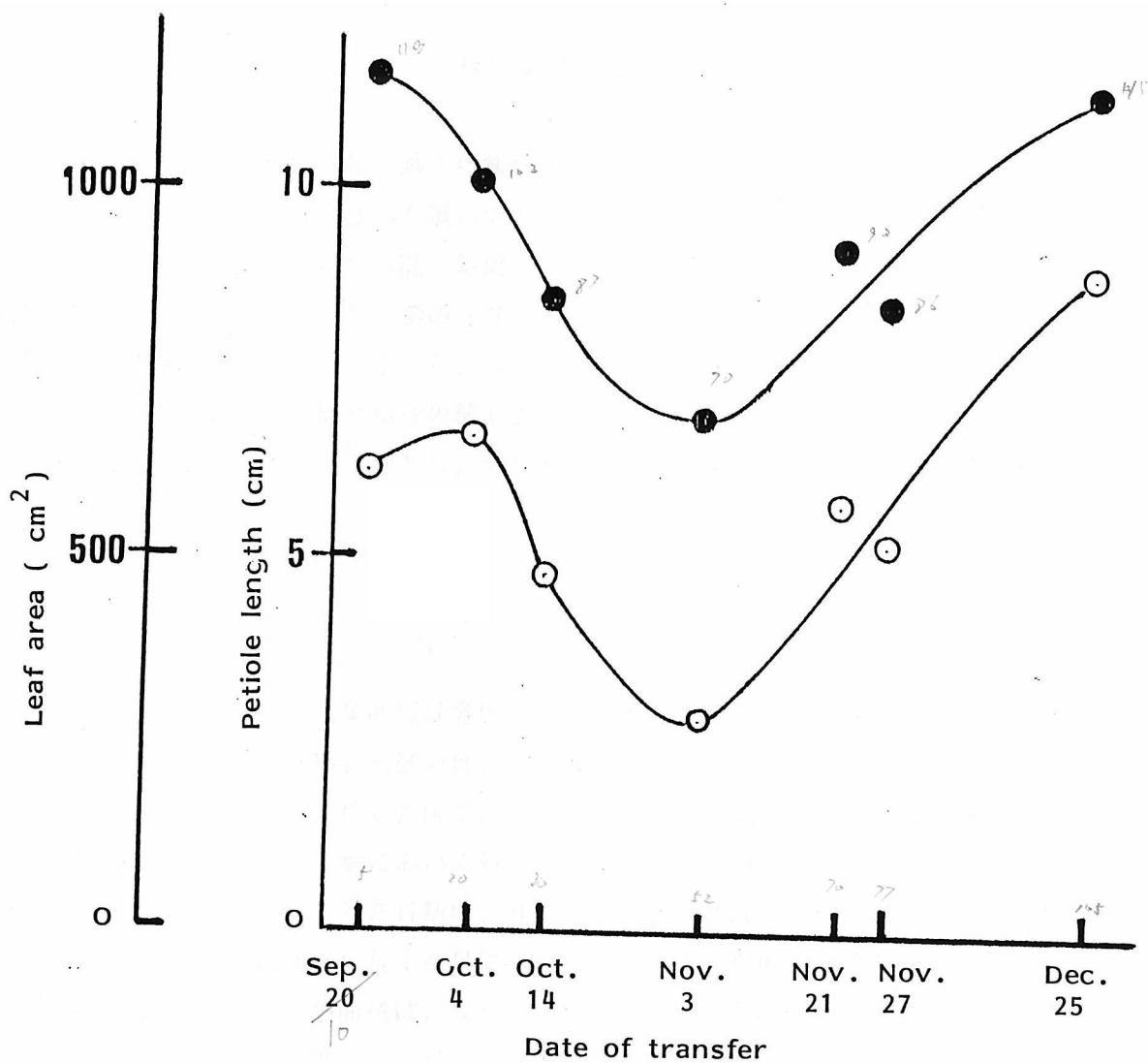


Fig.11. Petiole length; ● and laminar area; ○ of the newly developed leaves 30 days after the plants were transferred to day/night temperatures of 27/17°C and 17-h daylength 7 times from Sep.20 to Dec.25.

第 2 節

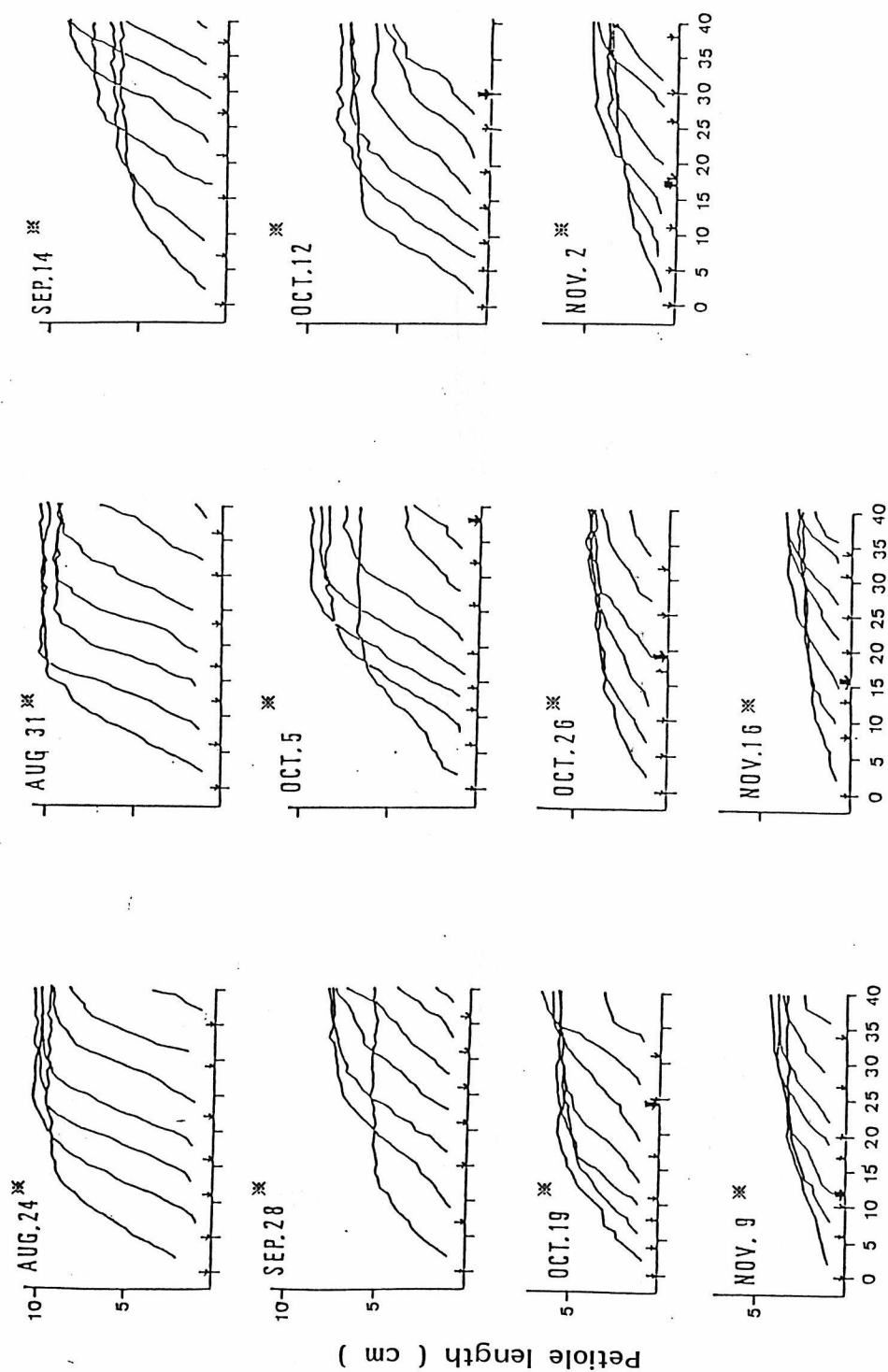
形態的にみた休眠導入期

材料及び方法

1981年7月30日に子株を鉢上げ後露地栽培し、8月24日から11月16日までの間計11回、それぞれ5個体を選んで24/17（明期/暗期）℃、14時間日長の空調ガラス室内に移して40日間栽培した。長日・高温条件下に移した後に展開する個々の葉について、それぞれの葉の先端が包葉の間から見え始めた時点を出葉期とし、出葉期の2日後から葉柄長を測定した。また、葉面積はそれぞれの完全展開後から測定を開始して、先端小葉の葉幅と葉身の積で表した。更に第1花房・第1花の先端が包葉の間から見え始めた時点を出蕾期とし、処理終了後に全出葉数、ランナー数及び花数を調べた。

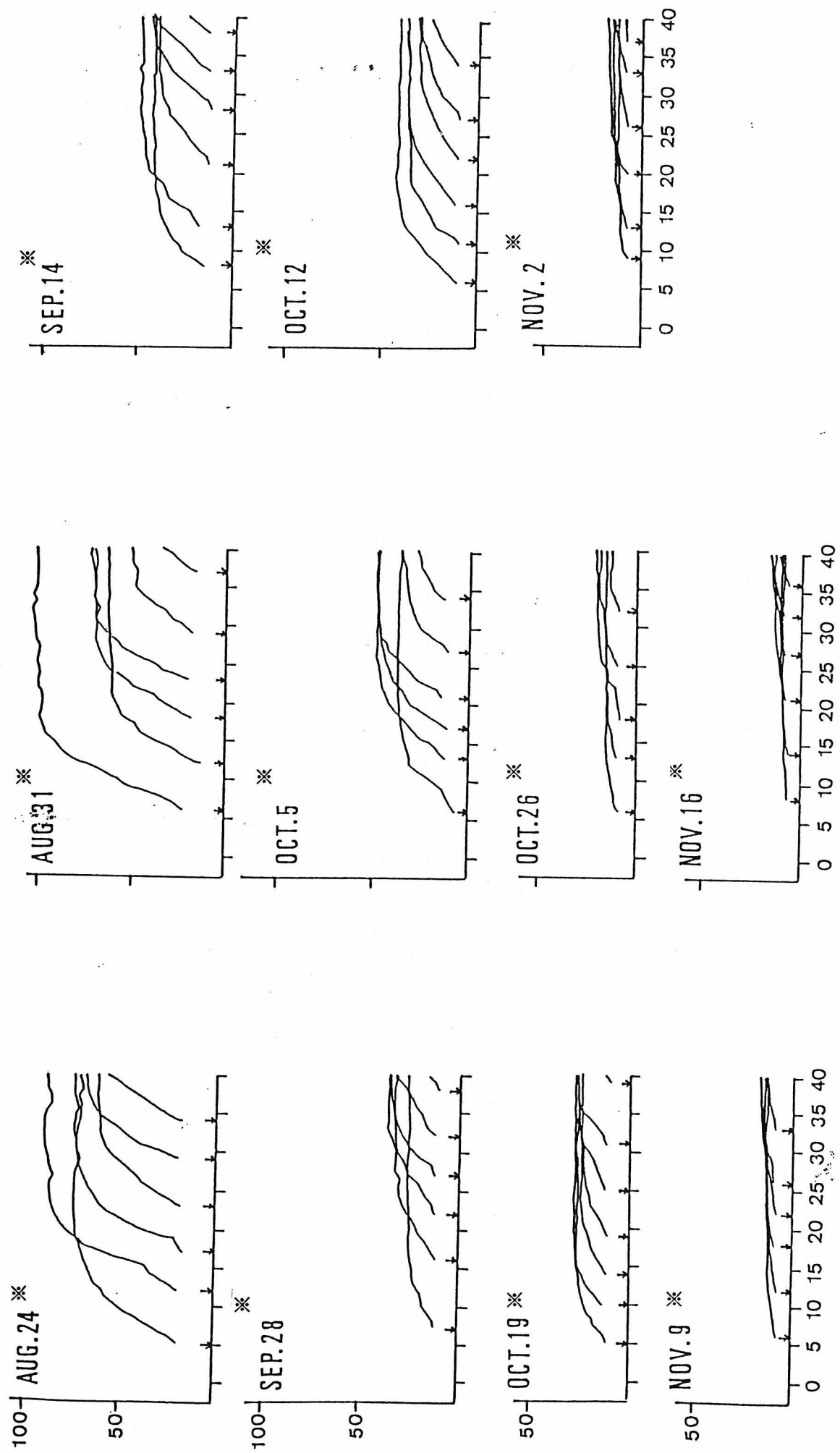
結 果

長日・高温に移した後の出葉間隔は各区とも終始大きな変化はなかった。葉柄長は8月24日及び8月31日に移した区では、いずれの葉位も約10cmと大きな違いはなかったが、9月14日以降に移した区では、移す時期が遅い区ほど伸長が抑制され、その抑制はそれぞれの区の第1葉において最も大きく、かつ早い時期から始まった。出葉から最大長に達するまでに要した日数は、8月24日及び8月31日に移した区では全葉で約10日間であったが、9月14日以降に移した区では次第に長くなる傾向が見られた（第12図）。新葉の葉面積は、9月14日以降に移した区のほぼ全葉で拡大が抑制された（第13図）。出蕾は10月5日以降に移した区で認められ、移す時期が遅れるに従って出蕾に要する日数は短くなり、その数も多くなったが、11月16日に移した区では出蕾に要する日数がやや長くなり、その数も若干低下した。ランナーの発生は9月14日までに移した区で認められたが、9月28日に移した区ではランナーの発生、出蕾共認められなかった（第12図、第4表）。



Days after transfer

Fig. 12. Changes with time in petiole length of newly developed leaves after the plants were transferred to day/night temperatures of 24/17°C and 14-h daylength 11x times from Aug. 24 to Nov. 16. * indicate the day of transfer. ↓ and ↓ indicate the day of emergence of individual leaves and the first flower cluster, respectively.



Days after transfer

Fig.13. Changes with time in laminar area of newly developed leaves after the plants were transferred to day/night temperatures of 24/17°C and 14-h daylength 11 times from Aug.24 to Nov.16. * indicate the day of transfer.

Table 4. Numbers of leaves, runners and flowers which developed during 40 days after plants were transferred to day/night temperatures of 24/17°C and 14-h daylength 11 times from Aug. 24 to Nov. 16.

Date of transfer											
Aug.		Sep.		Oct.		Nov.					
24	31	14	28	5	12	19	26	2	9	16	
Leaves	7.0	7.0	7.2	7.0	7.0	7.3	7.6	6.8	7.0	7.2	7.2
Runners	5.4	7.0	1.4	N D	N D	N D	N D	N D	N D	N D	N D
Flowers	N D	N D	N D	N D	7.6	13.0	17.0	15.8	22.2	22.8	18.0

第 3 節

休眠期における体内光合成産物の蓄積

材料及び方法

1980年8月16日、子株を鉢上げ後露地栽培した。1980年9月20日から12月25日までの間計10回採取し、葉、クラウン及び根の各部位に分け、100mgの乾物試料からSomogi-Nelson法によって還元糖、全糖及び可溶性デンプン含量を測定した。

結 果

全糖は各部位とも9月20日の時点で $35-60\text{mg/g}\cdot\text{dw}$ と低かったが、10月4日には葉で $45\text{mg/g}\cdot\text{dw}$ 、クラウン及び根ではそれぞれ $100\text{mg/g}\cdot\text{dw}$ に高まり、以後11月21日までそのレベルを維持した。その後各部位とも再び高まり、12月25日には葉で $75\text{mg/g}\cdot\text{dw}$ 、クラウン及び根ではそれぞれ $130\text{mg/g}\cdot\text{dw}$ になった。また各部位ともこの間の還元糖の量はほぼ一定であり、全糖の増加は非還元糖の増加によるものであった(第14図)。デンプンも全糖同様9月20日では各部位とも低かったが、葉では10月4日以降高まり、12月25日には $160\text{mg/g}\cdot\text{dw}$ になったのに対し、クラウン及び根では11月21日から12月11日にかけてそれぞれ $160-210\text{mg/g}\cdot\text{dw}$ とやや高く、その後12月25日にかけては逆にやや低下した(第15図)。

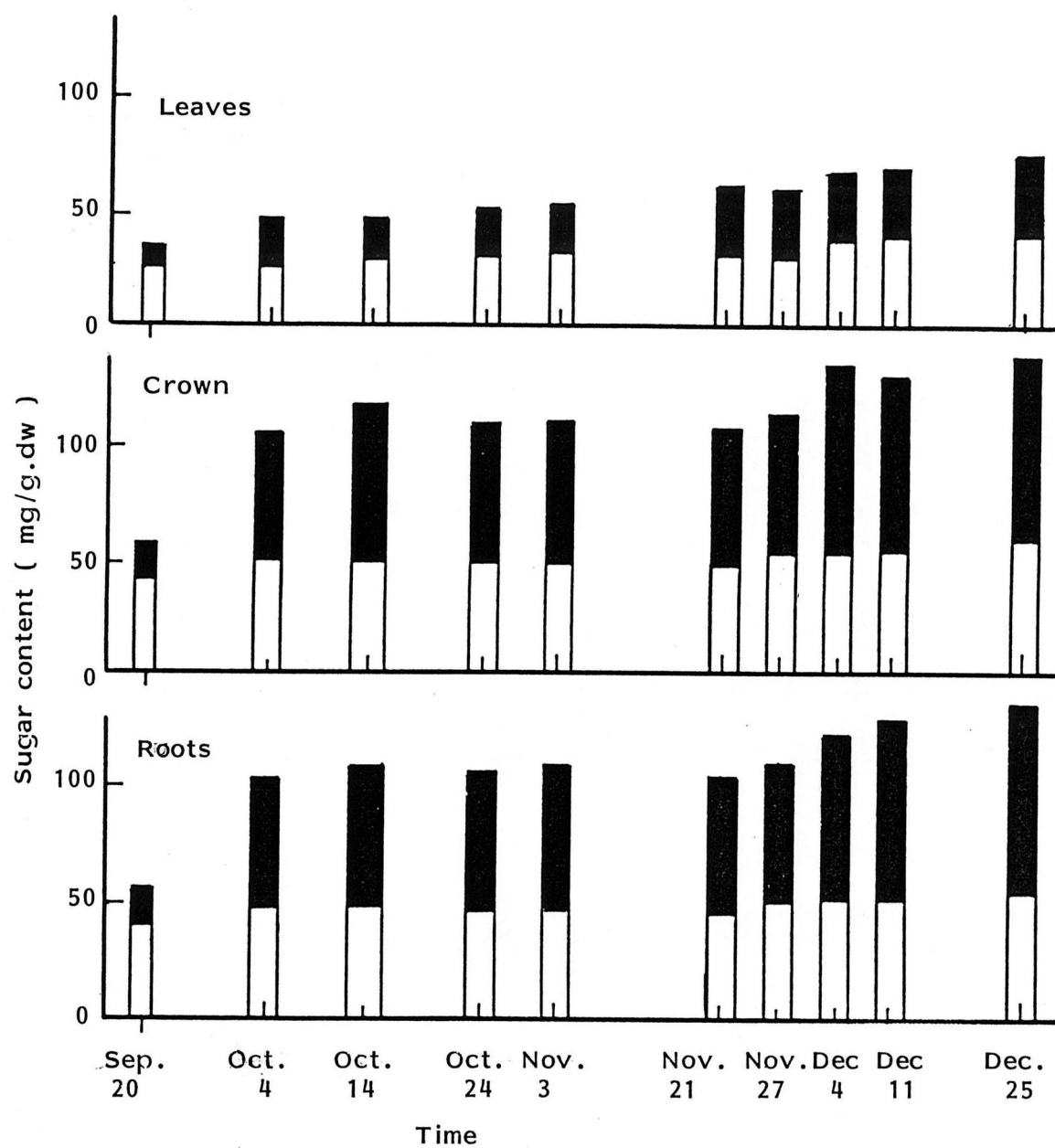


Fig.14. Seasonal changes in sugar content in leaves, crown and roots. Reducing sugar; and non-reducing sugar; .

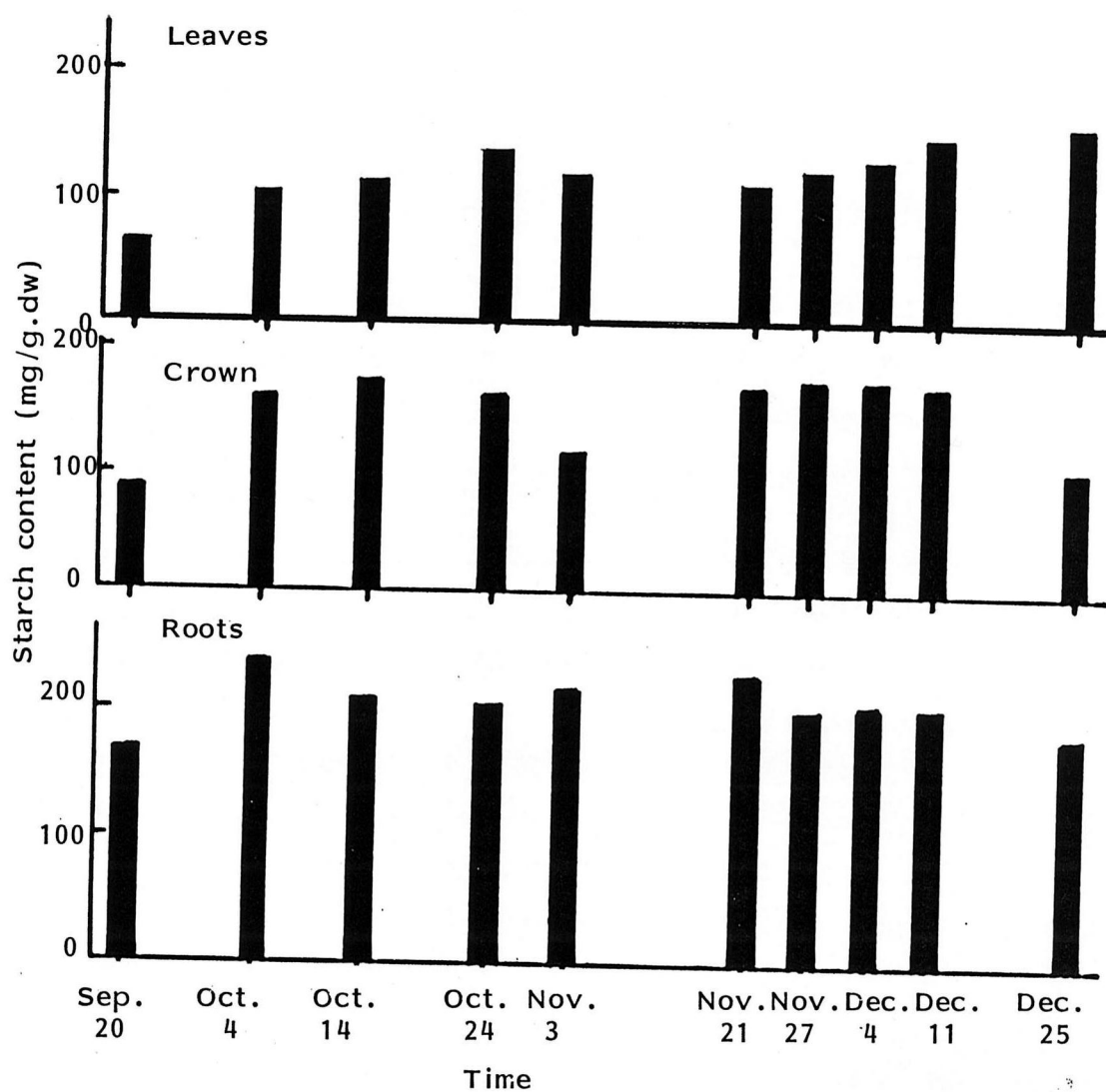


Fig.15. Seasonal change in starch content in leaves, crown and roots.

第 4 節

考 察

時期別に長日、高温条件下に移した株について、その後30日間に新しく展開する葉の葉柄長及び葉面積の変化を調べた。新生第3葉の葉柄長は、9月20日以降に移した区から伸長が抑制され、11月3日に移した区で7 cmと最低値を示したが、12月25日に移した区では伸長を回復した。一方、新葉の全葉面積は、10月4日に移した区から拡大が抑制され、葉柄長と同じく11月3日に移した区で300 cm²と最低値を示したが、12月25日に移した区では900 cm²になった(第11図)。したがって休眠導入期は9月中旬、休眠の最深期は11月上旬で、12月下旬には休眠は覚醒しているものと考えられ、いずれも李(55)、加藤ら(49)の報告より二週間ほど早かった。

時期別に長日、高温条件下に移した株について、その後40日間に新しく展開する葉の葉柄長、葉面積を経時的に調べた結果、9月14日以降10月5日までに移した区では、最初に展開する葉から葉柄長の伸長、葉面積の拡大が抑制され、上位の葉ほどその抑制が小さかった。しかし10月12日以降に移した区では、展開するすべての葉の伸長、拡大が抑制された(第12、13図)。したがって休眠に入る態勢は9月中旬にはすでに作られているが、10月中旬にかけて分化中の葉が一斉に休眠に入るのではなく、下位葉から順次休眠に入るものであり、したがってその時期に高温、長日に移した場合は上位の展開葉ほど抑制の度合いが小さいものと考えられた。

次に花芽の形成をみると、本多(32)は‘ダナー’で花芽の分化が平均気温23℃、限界日長12-12.5時間で起こるとしている。仙台では花芽分化に必要な上記の条件が満たされるのは9月上旬-中旬と早い(6,112)ことから、10月5日に長日・高温条件下に移した区でみられた花芽の分化は9月上旬であると考えられた。

なお、花芽分化、形態的な休眠導入といった外的変化が生じるには体内にあらかじめ内的変化が生じていなければならないが(57)、このような変化は外的変化が生じる以前の環境条件によって生じるものと考えられる。しかしイチゴに関してこのような報告はなく、今後内的変化が生じる条件、場所、外的変化との時間的差異などを調べる必要がある。

自然条件下における全糖の蓄積量は、葉、クラウン、根共に11月21日以降に増加した。新美ら(71)は11月下旬以降に各部位の全糖含量が増加することをみているが、本実験の結果はこれと一致した。更にこの間の全糖の増加は、いずれの部位でも非還元糖によるものであった(第14図)。

デンプンはD a r r o w (11) が報告しているように、全糖と同じく休眠期に各部位で蓄積が起こり、12月25日にはクラウン、根で低下した(第15図)ことから、冬季の低温条件によって蓄積したデンプンの糖化が生じるものと考えられたが、デンプン量の減少と全糖量の増加時期は必ずしも一致していなかった。

休眠期における光合成産物の蓄積は他の植物でも認められ(16,23,29)，冬季の耐寒性との関連で述べられている場合が多いが(88,92)，イチゴの貯蔵光合成産物とその後の生育に果たす役割については必ずしも明確ではなく、今後検討する必要がある。

第 5 節

摘 要

形態的特性からみたイチゴの休眠導入期について明かにするとともに、休眠期における光合成産物の蓄積量について検討した。

(1) 時期別に30日間、長日・高温処理し、この間新たに伸長した葉のうち、上位から数えて第3葉の葉柄長及び展開した葉の全葉面積からみたダナーの休眠導入期は9月中旬で、仙台のように秋冷が早く訪れる地域では従来の報告より早く休眠に入ることが明かとなった。

(2) 休眠は11月上旬が最も深く、この時期に40日間の長日、高温を与えた場合、出葉したすべての新葉の葉柄長の伸長が抑制され、正常な生育を回復しなかった。しかし、この際出葉間隔は休眠導入以前と変わりなく、イチゴの休眠は葉柄長の伸長や葉面積の拡大といった量的形質には作用するが、出葉間隔のような質的形質については作用しないものと考えられた。なお、休眠導入期には下位の分化葉から休眠に入ってゆくものと考えられた。

(3) 糖はいずれの部位でも休眠最深期以降に増加したが、この増加分は主として非還元糖であることから、休眠期における光合成産物の蓄積は主として非還元糖によるものと考えられた。

(4) デンプンも全糖同様、休眠期には増加したが、12月下旬にはやや減少して、デンプンの糖化による全糖の増加をうかがわせたが、全糖の増加時期とデンプンの減少時期とは必ずしも一致しなかった。

第 3 章

休眠期における光合成産物の転流・分配

目 的

第2章において、仙台で育てた‘ダナー’は9月中旬から休眠に入り、冬季の低温・短日条件下で光合成産物が蓄積されることをみた。低温下では多くの植物で光合成能力が低下し（82, 117, 118），光合成器官から非光合成器官への転流が抑制される（29, 38, 128, 131, 132）。また，光合成産物が地下部に蓄積される（35, 54）とともに，光合成産物の呼吸による消失量が減少する（35, 43, 69, 104, 105）。

一方，イチゴは秋季から冬季にかけての低温・短日条件で株がわい化し，地上部の生長はほぼ停止するが，地下部の生長は地上部のそれが停止した後も続く（32, 40）ことから，休眠期における低温・短日条件は，イチゴの株の光合成量や光合成産物の転流・分配にも影響を与えていると考えられるが，休眠期における光合成量，光合成産物の転流・分配及びそれらの蓄積形態等については詳しい報告がみられない（1, 60, 73, 74, 75, 76, 77, 78, 80, 81）。そこで，本章では栄養生長期から休眠期にかけての光合成産物の転流・分配の特性について¹⁴Cをトレーサーとして調べるとともに，根に蓄積された光合成産物の蓄積形態及び光合成産物の蓄積量を明かにしようとした。

第3章における共通の材料及び方法

第1節は1処理5個体を，第2，第3節は1処理3個体を供試し，光合成速度の測定は第1章第4節に準じた。

第 1 節

休眠期における光合成産物の転流・分配

材料及び方法

1983年6月30日に子株を鉢上げし、無加温のファイロンハウス内で栽培した。7月18日、8月26日（以上栄養生長期）、10月5日（休眠導入期）、11月14日（休眠最深期）及び1984年1月9日（強制休眠期）の計5回、それぞれ20個体を選んで上位の完全展開葉5枚と生長点部を残して下位葉を摘除し、同日15時から30分間、下位葉から数えて第2葉に $10\mu\text{Ci}$ の $^{14}\text{CO}_2$ を施与した。施与終了後直ちに5個体を採取したが、この際施与葉は高い放射能を有するため、熱風乾燥では乾燥中に呼吸によって失われる ^{14}C の割合が高い。そこで施与葉のみを切り離し、50mlの80%熱エタノール中に約5分間浸漬した。エタノール中に溶出した ^{14}C は、0.2mlを採って 4cm^2 のろ紙（Toyo No 2）に吸着させ、乾式酸化して含まれる ^{14}C 放射能を測定した。エタノール抽出残さ及び施与葉を除く植物体は、粉碎後に含まれる ^{14}C を測定した。残りの全個体はいったん18℃暗黒下に16時間保った後、ファイロンハウス内に戻し、施与16時間後、5日後及び10日後に、それぞれ5個体ずつを採って各部位に含まれる ^{14}C 放射能を測定した。

結 果

施与終了時の ^{14}C 全回収量からその後の各時点における ^{14}C 全回収量を差し引いて、呼吸による消失量とした。呼吸による消失量は、いずれの施与時期でも施与16時間後までに著しく高まり、その後は緩やかであった。すなわち、施与16時間後に失われる割合は7月18日及び8月26日施与区では45-60%と比較的高く、その後の施与では36-39%とやや低かったが、施与10日後では8月26日施与区の75%がやや高いほかは、いずれも50-60%であった。

施与16時間後の全転流率は、7月18日及び8月26日施与区では、40-46%と高く、10月5日以降の施与区では26-33%であった。しかし、施与10日後の転流率は、7月18日及び8月26日施与区では更に6-12%高まっただけであったが、10月5日以降の施与区では施与10日後までに約30%高まった。

分配パターンは、7月18日施与区では、施与16時間後で根に50%、葉に43%

が分配され、施与5日及び10日後もほとんど変化しなかった。8月26日施与区では、施与16時間後で根に23%、葉に68%が分配され、施与5日及び10日後でもほとんど変化しなかったが、その後の施与区では施与時期が遅くなるにしたがって根への分配率が高まり、1月9日施与区では、施与16時間後で根に64%、葉に16%が分配された。また、11月14日以降の施与区では、施与5日及び10日後も根への分配率が高まり、1月9日施与区の施与10日後では、根に76%が分配され、葉へのそれは11%にすぎなかった（第16図）。

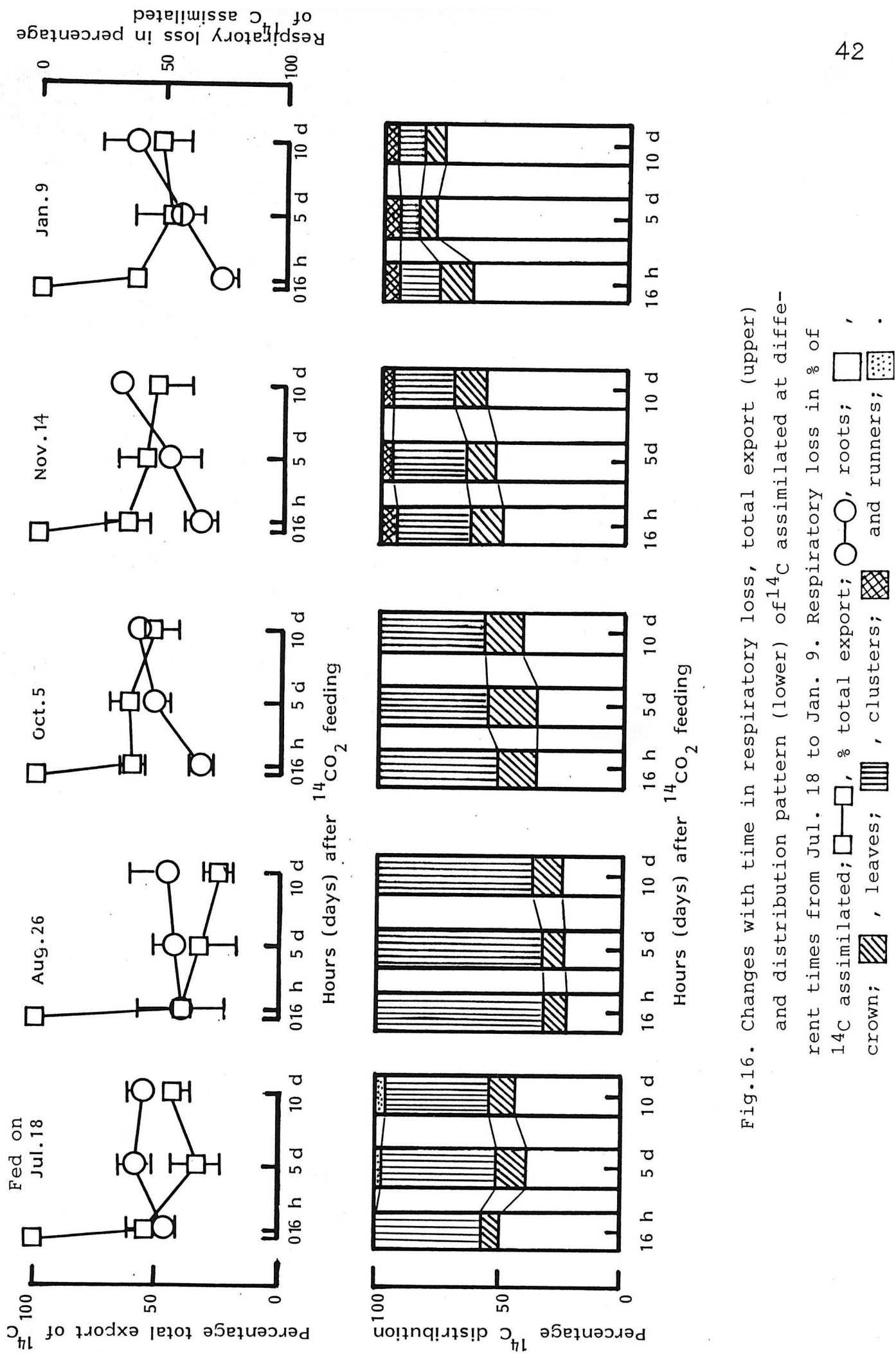


Fig. 16. Changes with time in respiratory loss, total export (upper) and distribution pattern (lower) of ^{14}C assimilated at different times from Jul. 18 to Jan. 9. Respiratory loss in % of ^{14}C assimilated; □, % total export; ○, roots; ▨, crown; ▩, leaves; ▧, clusters; ▦, runners; .

第 2 節

休眠期の根における光合成産物の蓄積形態

第1節と同様1983年6月30日、子株を鉢上げし、無加温ファイロンハウス内で栽培した。7月18日、8月26日、10月5日、11月14日及び1984年1月9日の計5回、それぞれ9個体を選んで、上位の完全展開葉5枚を残して下位葉を摘除し、下位葉から数えて第2葉に $10\mu\text{Ci}$ の $^{14}\text{CO}_2$ を15時から30分間施与した。施与後 18°C 、暗黒下に16時間保った後、全個体の施与葉のみを摘除し、無加温ファイロンハウス内に5日及び10日保った。施与16時間後、5日後及び10日後における根の乾物試料300mgを80%熱エタノールで抽出し、抽出液を更にエチル・エーテルで再抽出して、エタノール可溶・エーテル不溶性画分（以下エタノール可溶性画分とする）、エタノール可溶・エーテル可溶性画分（以下エーテル可溶性画分とする）とした。エタノール抽出残さは、9.6N過塩素酸で抽出し、過塩素酸可溶性画分（以下デンプン画分とする）及び過塩素酸不溶性画分（以下残さとする）を得た後、エタノール可溶性画分、エーテル可溶性画分、デンプン画分についてはpH7に調整後、0.2mlを採って 4cm^2 のろ紙（Toyo No2）に吸着させ、残さについては30mgを、それぞれ乾式酸化して ^{14}C 放射能を測定した。エタノール可溶性画分は、陽イオン交換樹脂（Amberlite IR120）及び陰イオン交換樹脂（Amberlite IR410）に通過させて得たアミノ酸画分、有機酸画分及び糖画分をpH7に調整後、2mlを採って14mlのAquazol-2をシンチレーターとして加え、含まれる ^{14}C を測定した。更に、糖画分はRess and Reynolds (94), Hansen (24)の方法に従ってPPCにより、ソルビトール、グルコース、フラクトース、シュクロース及びその他の糖に分け、クロマト用ろ紙（Toyo No50）を乾式酸化して含まれる ^{14}C 放射能を測定した。

結 果

根に含まれる糖は、7月18日及び8月26日では、主としてフラクトース、グルコースであり、10月5日以降はフラクトース、グルコース及びシュクロースであったが、いずれの時期でもソルビトールは認められなかった（第17図）。

施与16時間後に根に見いだされた ^{14}C は、7月18日から10月5日までの施与区では、エタノール可溶性画分及び残さへの分配率が高く、共に36-42%であったのに

対し、11月14日及び1月9日施与区ではエタノール可溶性画分への分配率が55-63%と高く、残さへのそれは14-23%であった。施与5日及び10日後では、いずれの施与区もエタノール可溶性画分への分配率が急速に低下し、特に10月5日までの施与区では、施与10日後でいずれも約20%になったが、11月14日以降の施与区では低下はやや緩やかで、施与10日後でそれぞれ約45%になった。一方、残さへの分配率は、いずれの時期でも施与16時間以降で高まり、特に10月5日までの施与区では施与10日後で63-73%が分配されたが、11月14日以降の施与区では、施与10日後のそれは35-40%であった。デンプン画分への分配率は、8月26日施与区で10-15%とやや高いほかは10%以下で、施与16時間以降の変化も小さかった。エーテル可溶性画分への分配率は、10月5日までの施与区では9%以下であったが、11月14日以降の施与区では11-14%となり、いずれも施与後の変化は小さかった(第18図)。

エタノール可溶性画分では、いずれの施与区とも施与16時間後で糖画分への分配率が65-81%と高く、その後は低下して、施与10日後では37-49%になった。アミノ酸画分への分配率は、いずれの施与区でも施与16時間後では3-10%であったが、その後高まって、施与10日後では24-42%になり、特に8月26日までの施与区で高かった。有機酸画分への分配率は、10月5日までの施与区では施与16時間後で25-29%であり、8月26日施与区を除けば施与10日後でも25-30%と大きな差はなかったが、11月14日施与区では、施与16時間後で14-21%とやや低く、その後はやや高まって、施与10日後では27-34%になった(第19図)。

次に糖における分配パターンをみると、フラクトース、グルコースへの分配は7月18日施与区を除いてほぼ同じ傾向を示した。すなわち10月4日までの施与区では施与16時間後の分配率が15-20%であり、その後数%の上下がみられたが、施与10日後でもほぼ同じ値が得られた。一方11月14日以降の施与区では、施与16時間後の分配率が若干高まり、その後もわずかに高まって施与10日後には約30%になった。シュクロースへの分配は11月14日までの施与区で、施与16時間後の値が30-35%と高く、1月9日の施与区では25%と低下した。また、8月26日施与区を除き、施与5日後に若干低下したが、11月14日施与区ではその低下が著しかった。その結果、施与5、10日後のシュクロースへの分配率は、フラクトース、グルコースへの分配率に比べ10月4日までの施与区では高く、11月14日以降の施与区では逆に低くなった。

その他の糖への分配率は、11月14日施与区の施与16時間後から低かったのを除けば、ほぼシュクロースの分配率と同様に推移した(第20図)。

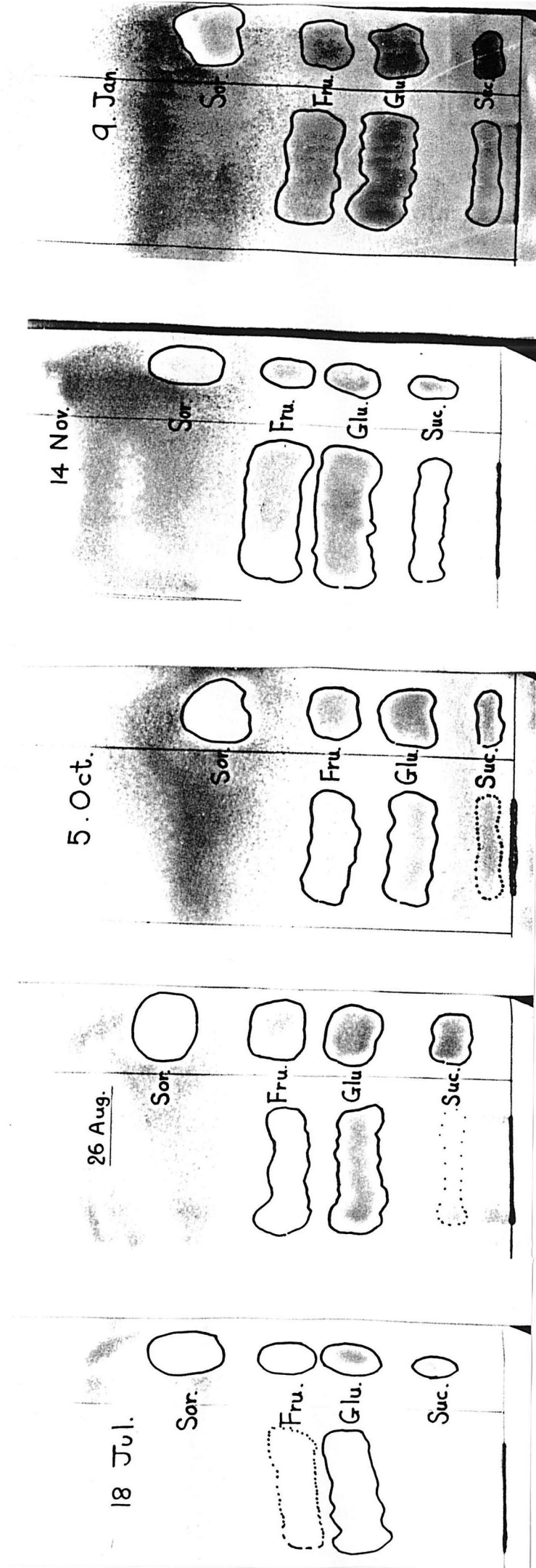


Fig.17. Changes with time in sugar components in the roots,
 Sor; Sorbitol, Fru; Fructose, Glu; Glucose and
 Suc; Sucrose.

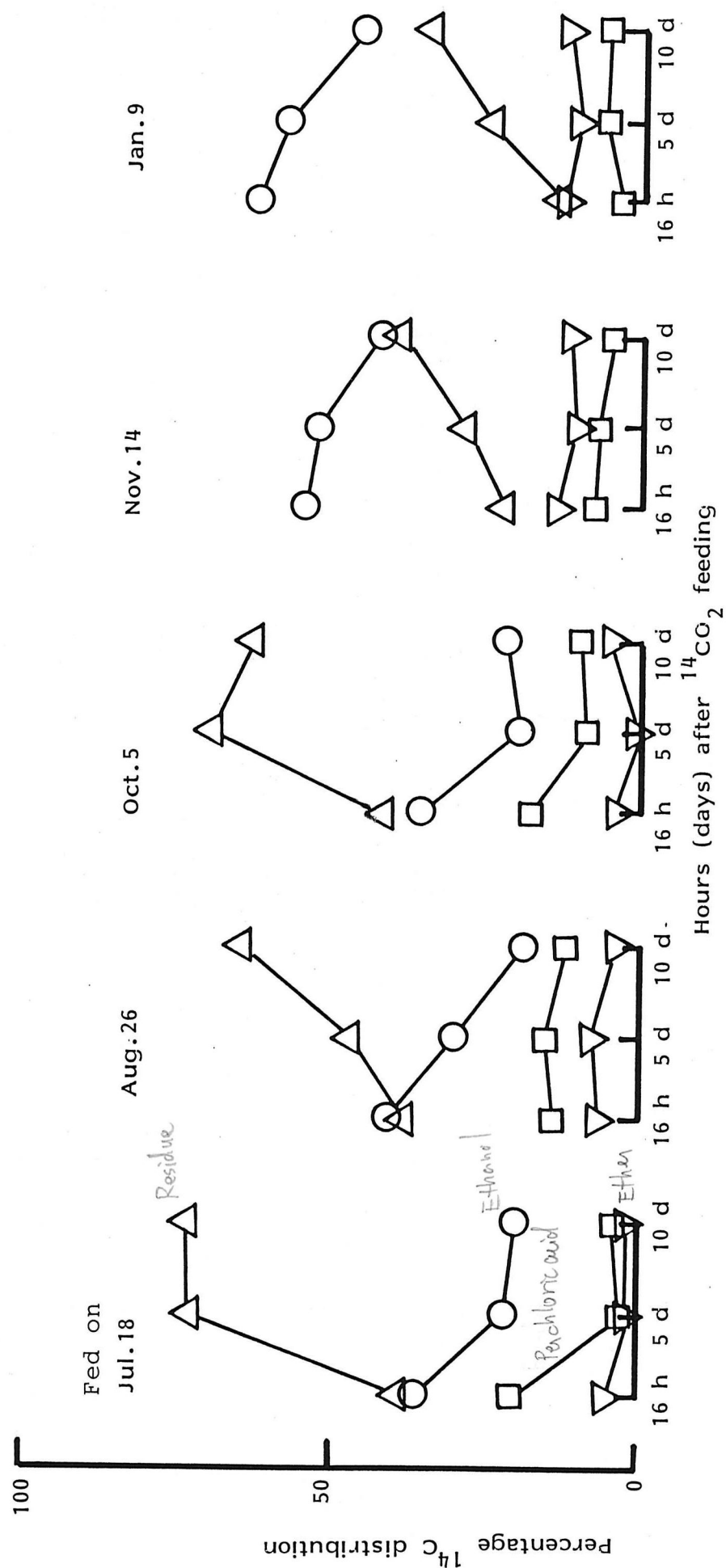


Fig. 18. Changes with time in the distribution of ^{14}C assimilated at different times from Jul. 18 to Jan. 9 among 80% ethanol soluble; \circ , ethyl ether soluble; ∇ , 9.8N perchloric acid soluble; \square and residual; \triangle fractions.

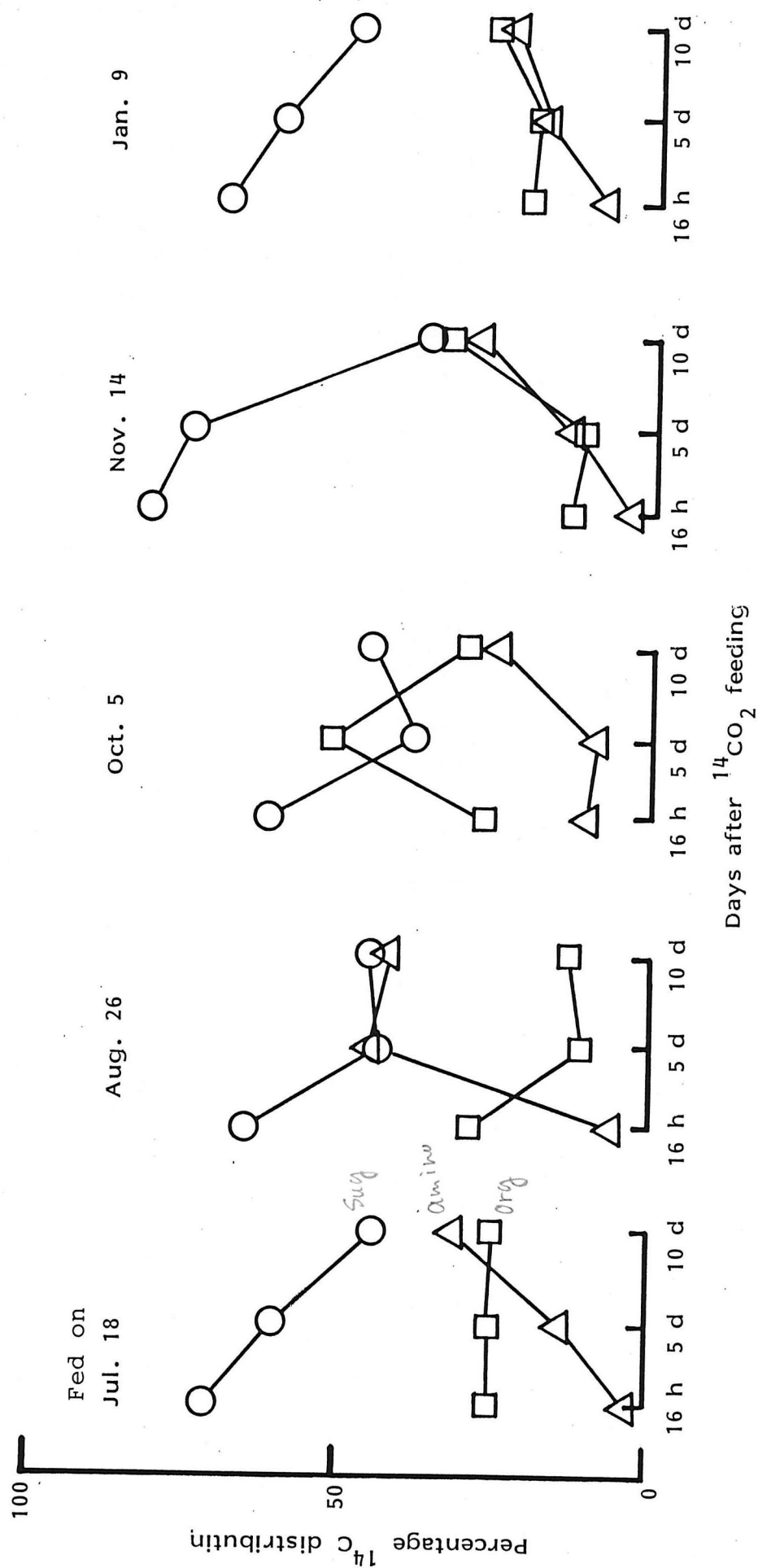


Fig.19. Changes with time in the distribution of ^{14}C assimilated at different times from Jul. 18 to Jan. 9 among sugar; \bigcirc , amino acid; \triangle , and organic acid; \square fractions.

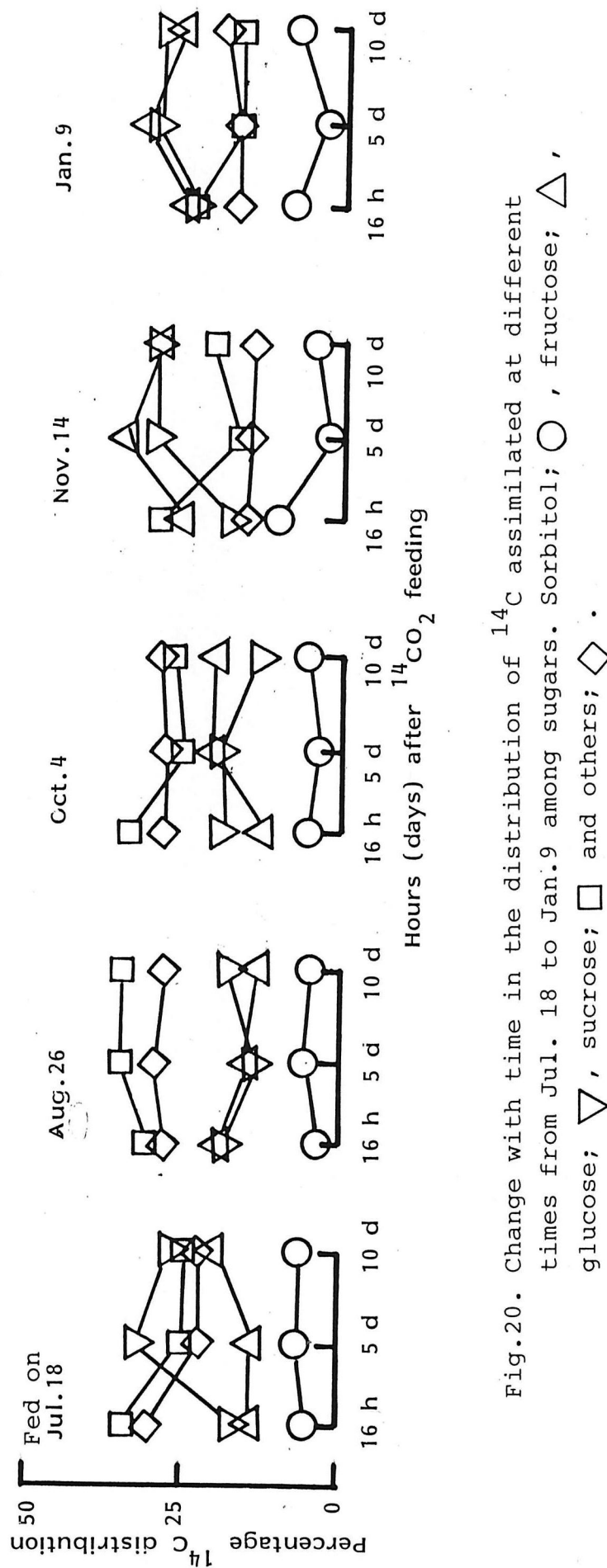


Fig. 20. Change with time in the distribution of ^{14}C assimilated at different times from Jul. 18 to Jan. 9 among sugars. Sorbitol; \circ , fructose; \triangle , glucose; ∇ , sucrose; \square and others; \diamond .

第 3 節

休眠期における光合成量と光合成産物の転流・分配

材料及び方法

1984年8月7日、子株を鉢上げし、無加温のガラス室内で栽培した。8月20日、9月20日、10月14日、11月16日及び12月25日の計5回、それぞれ最上位の展開葉がちょうど展開した株を選び、この葉を含めて上位7枚の展開葉を残して下位葉を摘除した。

株全体の光合成量を測定後、下位葉から1枚ずつ摘葉した株の光合成量を順次測定し、前後の光合成量の差をもって摘除した葉の光合成量とした。更に摘除のたびに摘除した葉の先端小葉の光合成速度を測定した。

次に、前実験と同様に調製した株を用い、各施与時期ごとに全光合成量に対して最大寄与率を示した葉と同一の葉位の葉の先端小葉のみを残して、その葉を15×15×2 cmの亚克力製同化箱に入れ、 $^{14}\text{CO}_2$ を含む一定濃度の外気 ($^{14}\text{CO}_2 + ^{12}\text{CO}_2$ 濃度 400 ppm) を16時から25分間施与した。 $^{14}\text{CO}_2$ の施与方法は、5 μCi の $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$ を含む25 mlの水溶液を、ペリスタポンプを介して1 ml/minの速度で50%乳酸を含む200 mlのガラス瓶中で反応させ、得られた $^{14}\text{CO}_2$ を1 ml/minの速度で施与した。施与後引き続き5分間 $^{14}\text{CO}_2$ を含まない外気を通し、この間に施与葉に取り込まれなかった $^{14}\text{CO}_2 + ^{12}\text{CO}_2$ は200 mlの25% KOH水溶液を含むガラス瓶中に捕集した。その後、植物体を無加温のガラス室内に暗期中で15時間保った後部位別に解体し、含まれるC放射能を測定した。また、KOHに捕集された $^{14}\text{CO}_2$ は、0.2 mlを4 cm²のろ紙 (Toyo No 131) に吸収させ、0.1 mlの助燃剤 (Packard Combustaid) を加えた後乾式酸化してC放射能を測定し、その量を施与したC量から差し引いて全取り込み量とした。

また各施与区とも、これらとは別にそれぞれ5個体ずつを選んで24/20℃ (明期/暗期)、14時間日長下に30日間保った間に新たに展開する葉のうち、上位葉から数えて第3葉 (以下新生第3葉とする) の葉柄長を測定して休眠の深さの指標とした。

結 果

新生第3葉の葉柄長は8月20日及び9月20日に高温・長日条件に移した区では約

15 cmであったが、その後に移した区では伸長が抑制され、11月16日に移した区では9.5 cmになった。しかし12月25日に移した区では13.8 cmと伸長が回復した(第21図)。

各時期に調製した植物体の全葉面積は、9月20日が 1145 cm^2 と最も大きく、その後は減少して12月25日には 340 cm^2 となった。全光合成量は9月20日及び10月14日でそれぞれ $125, 102 \text{ mg CO}_2 / \text{h}$ と多かったが、11月16日及び12月25日ではそれぞれ $44, 34 \text{ mg CO}_2 / \text{h}$ に減少した。i n t a c tな状態での株全体の光合成速度は、10月14日の $12 \text{ mg CO}_2 / \text{dm}^2 \cdot \text{h}$ が最も高く、12月25日の $10 \text{ mg CO}_2 / \text{dm}^2 \cdot \text{h}$ が最も低かったが、その差は20%程度であった。葉身の単位面積当たりの乾物重(以下SLWとする)は、9月20日までは $500 \text{ mg} / \text{dm}^2$ であったが、その後は高まり、12月25日には $860 \text{ mg} / \text{dm}^2$ になった(第22図)。各生育ステージにおける個々の葉(先端小葉)の葉面積は、8月20日ではL1の 80 cm^2 からL5の 144 cm^2 まで増加したが、9月20日及び10月4日には下位4-6葉が 150 cm^2 であった。しかし、11月16日以降ではいずれも 90 cm^2 以下で、しかも下位葉ほど減少した。

切り葉で測定した個々の葉の光合成速度は、9月20日を除いていずれもL1とL7が $10-14 \text{ mg CO}_2 / \text{dm}^2 \cdot \text{h}$ とやや低く、L4-L6葉がほぼ $15 \text{ mg CO}_2 / \text{dm}^2 \cdot \text{h}$ 以上と高かったが、12月25日には同じ葉位のほかの葉に比べ20%程度低下した。
施与区

株全体の光合成量に対する個々の葉の寄与率{(各個葉の光合成量/当該時期の株全体の光合成量) $\times 100$ }は、いずれもL1とL7が12%以下と低く、逆にL4-L6では高かった。

受光態勢指数{(各個葉のi n t a c tな状態での光合成速度/当該個葉の切り葉での光合成速度 $\times 100$) ; 第1章参照}は、10月4日を除けばいずれの時期でも下位3-4葉で低く、高い相互遮へいがあることを示したのに対し、上位3葉の相互遮へいは常に少なかった。しかし、10月4日には、下位3葉の値が57-87と上位葉に比べてやや低かったものの、他の時期と比べ下位3葉の相互遮へいはやや改善された(第23図)。

次に株全体の光合成量に対して最も高い寄与率を示した葉に $^{14}\text{CO}_2$ を施与した場合、施与16時間後までに呼吸によって失われた ^{14}C 量及び植物体各部位で回収された ^{14}C 量(^{14}C 蓄積量)の ^{14}C 全光合成量に対する比率を計算した(第24図)。呼吸消失率は8月20日施与区では70%と高かったが、その後は低下して12月25日施与区では30%であった。施与葉からの回収率は8月20日施与区の17%から12月25日施与区の

54%まで高まった。根からの回収率は、8月20日施与区の3%から10月14日施与区の12%まで高まり、その後の施与区ではほぼ7%にとどまった。クラウンからの回収率は、いずれの施与区でも約2%であり、展開葉からの回収率は、いずれの施与区でも1%以下であった。未展開葉（生長点を含む）からの回収率は、10月14日以前の施与区では6-11%とやや高く、その後の施与区では2-3%と低かった。花房からの回収率は、10月14日施与区では0.5%であったが、11月16日及び12月25日施与区では共に約2%になった。

8月20日施与区における施与葉の単位時間当たりの光合成量を100とした場合、各施与区の光合成量は9月20日施与区が161と最も大きく、次いで10月14日施与区の132であり、11月16日及び12月25日施与区では、それぞれ56及び44であった。次に呼吸消失量は8月20日から10月14日で多く、蓄積量全体では9月20日及び10月14日で多かった。また根での蓄積は10月14日が、施与葉及びクラウンでの蓄積は9月20日が、花房での蓄積は11月16日以降がそれぞれ最も多かった（第25図）。

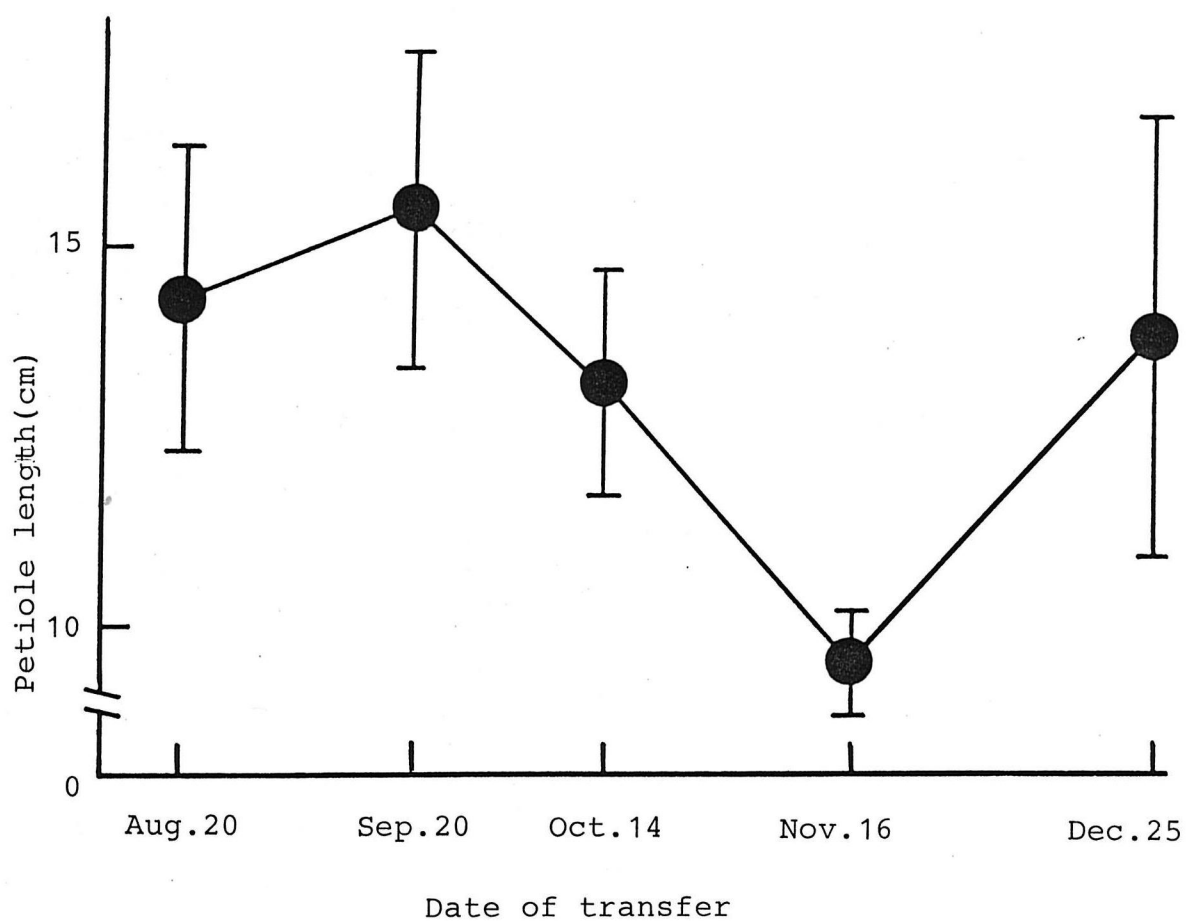


Fig.21. Petiole length of the third newly developed leaf 30 days after the plants were transferred to day/night temperatures of 24/20 °C and 14-h daylength at different times from Aug. 20 to Dec. 25. Vertical bars represent SD.

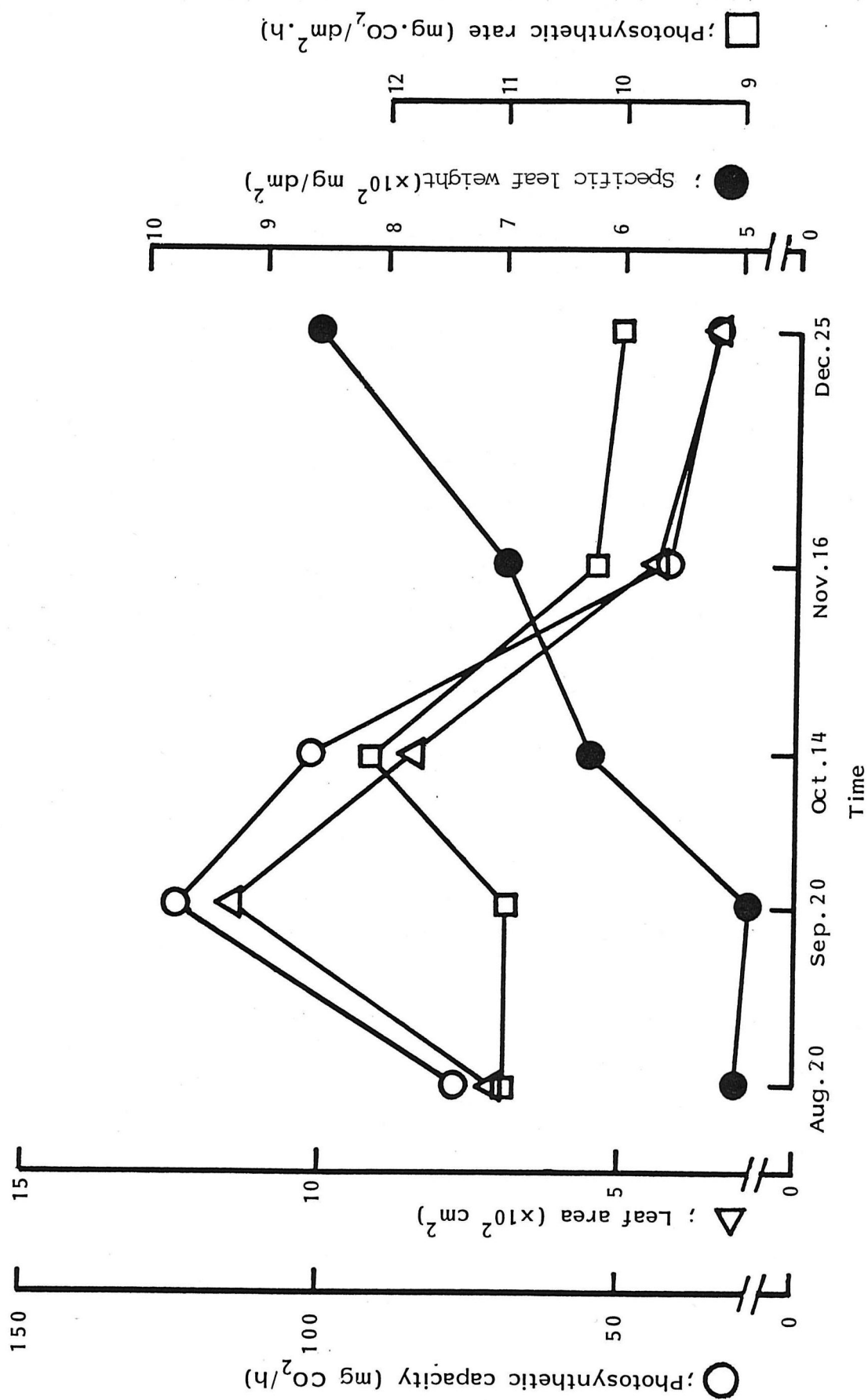


Fig. 22. Leaf-growth parameters associated with photosynthetic capacity of 7 successive leaves of intact plant.

Photosynthetic capacity; \bigcirc , leaf area; \triangle ,
photosynthetic rate; \square and specific leaf weight; \bullet

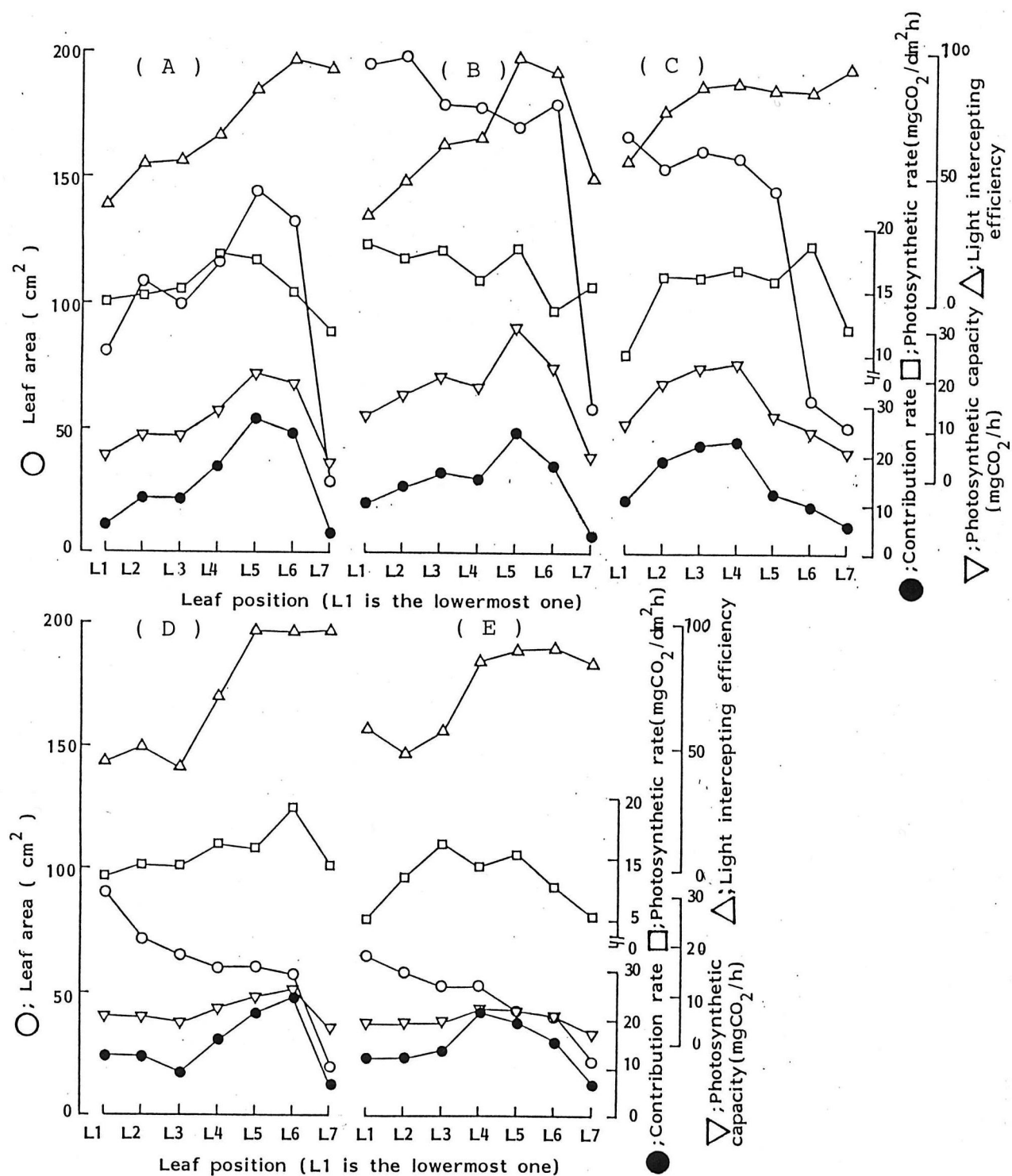


Fig. 23. Parameters associated with photosynthetic capacity of 7 successive leaves of intact plants on Aug. 20 (A), Sep. 20 (B), Oct. 14 (C), Nov. 16 (D), and Dec. 25 (E).

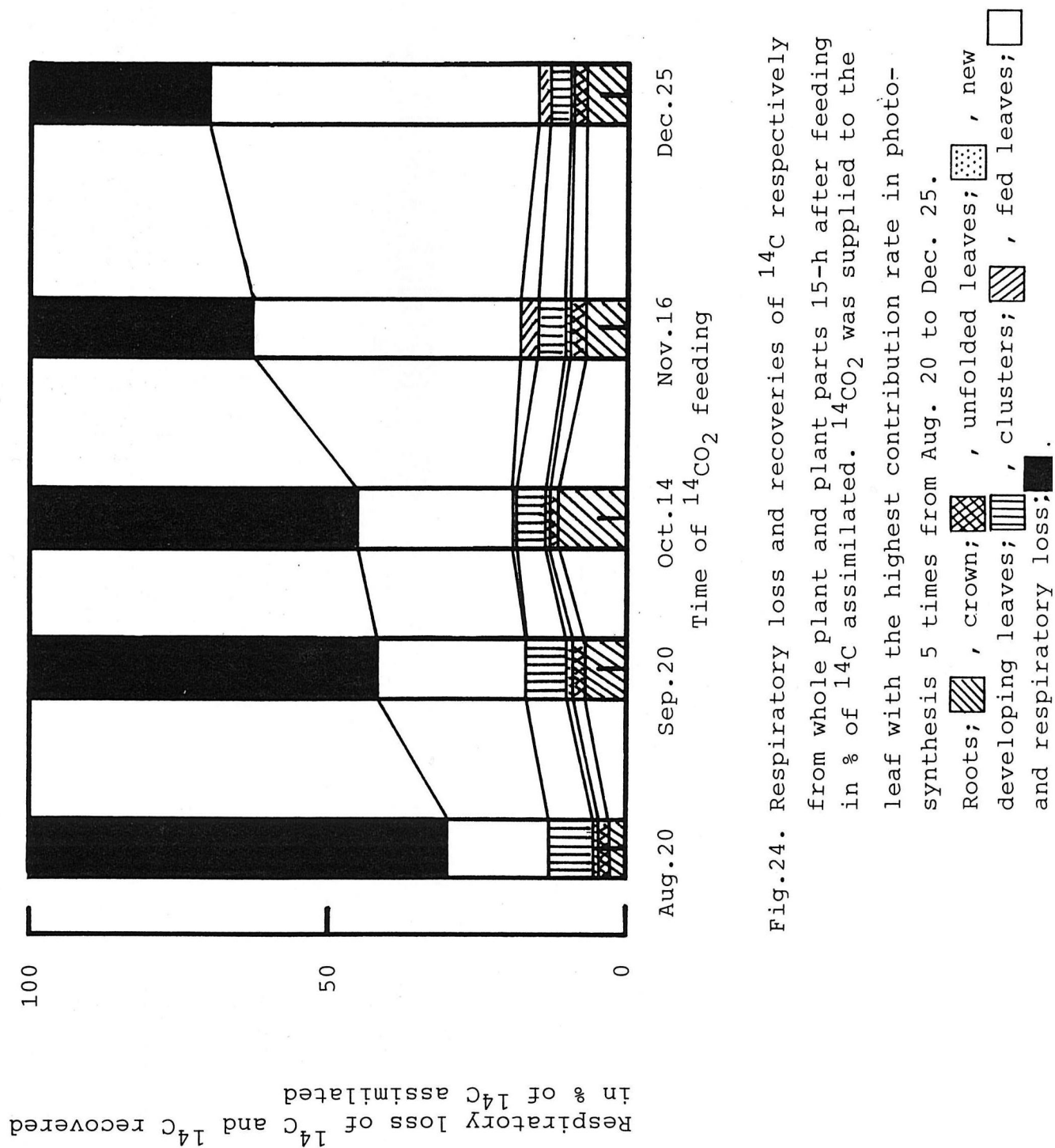


Fig. 24. Respiratory loss and recoveries of ^{14}C respectively from whole plant and plant parts 15-h after feeding in % of ^{14}C assimilated. $^{14}\text{CO}_2$ was supplied to the leaf with the highest contribution rate in photosynthesis 5 times from Aug. 20 to Dec. 25.

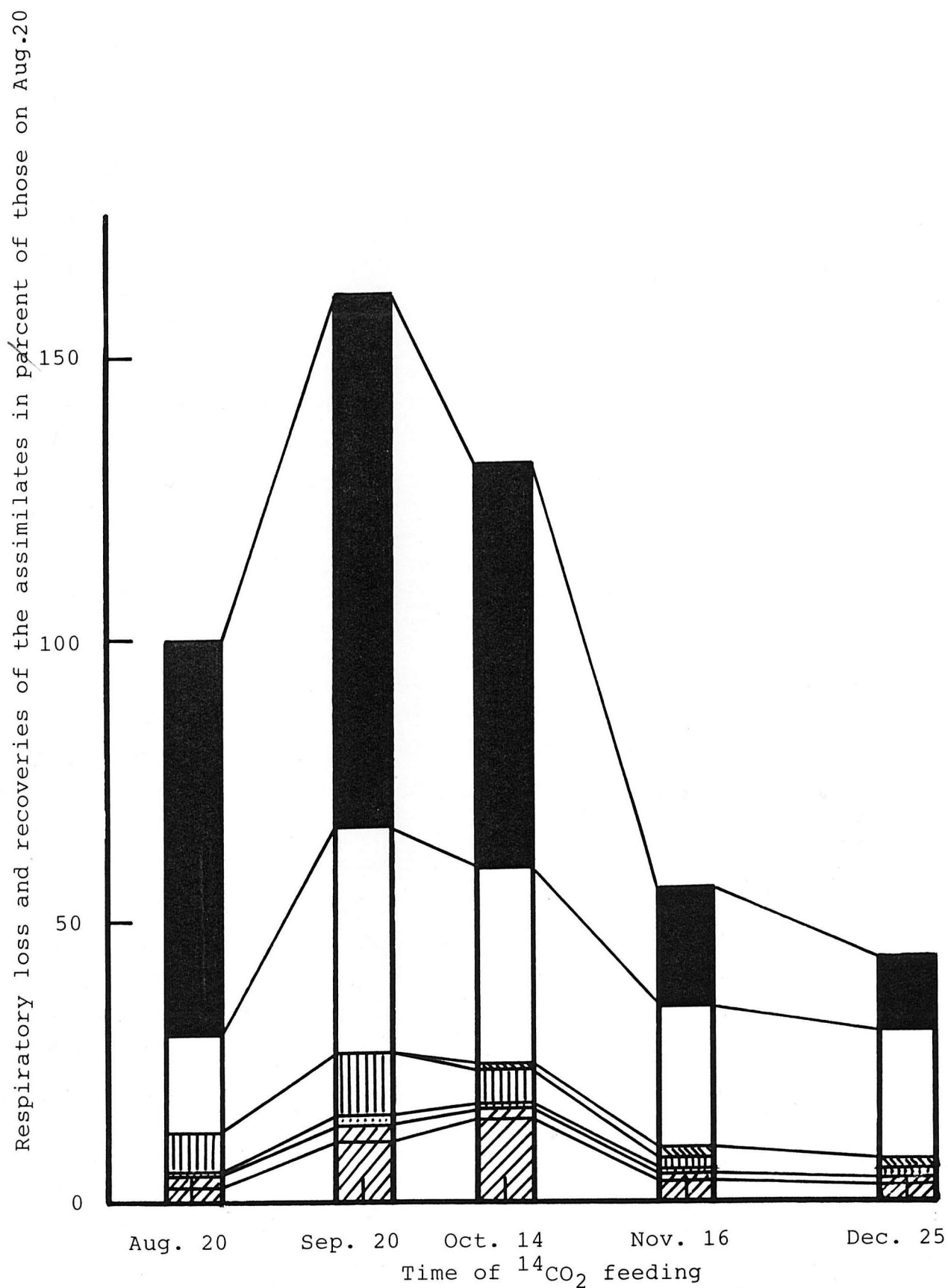









Fig. 25. Respiratory loss and recoveries of ^{14}C respectively from whole plant and plant parts 15-h after feeding. $^{14}\text{CO}_2$ was supplied to the leaf with the highest contribution rate in photosynthesis 5 times from Aug. 20 to Dec. 25. Roots; , crown; , unfolded leaves; , new developing leaves; , clusters; , fed leaf;  and respiratory loss; .

第 4 節

休眠期における光合成産物の部位別の呼吸消失量

1984年8月15日、9個体を選んで水耕（M式：40×100×20cmの水槽使用）に移し、以下の条件下で12月20日まで順次栽培した。

- ・8月15日－10月1日；24/22℃（明期/暗期），16時間日長の空調ガラス室内

- ・10月2日－11月10日；15/13℃，自然日長の空調ガラス室内

- ・11月11日－12月20日；無加温，自然日長のガラス室内

10月1日，11月10日，12月20日の計3回，それぞれ3個体ずつを選んで，上位7枚の完全展開葉を残して下位葉を摘除し， $^{14}\text{CO}_2$ 施与葉，地上部（大部分は葉），地下部（大部分は根）の各部位を，それぞれ以下のように調製した。

- ・施与葉；下位葉から数えて第4葉の先端小葉を20×20×2cmの亚克力製同化箱内に入れ， $0.04\mu\text{Ci}/\text{min}$ の $^{14}\text{CO}_2$ を0.8l/minの外気（ CO_2 濃度368+13ppmを含む）とともに6時から18時まで12時間連続施与し，引き続き $^{14}\text{CO}_2$ を含まない0.8l/minの外気を24時間通気した。

- ・地上部；株全体を60×60×30cmの亚克力製同化箱内に入れ，4.5l/minの外気（約400ppmの CO_2 を含む）を36時間通気した。

- ・地下部；200mlの脱塩水を入れた容量1000mlのポリエチレン製容器に入れ，クラウン部をシリコンセメントで密閉して，2.25l/minの外気（約400ppmの CO_2 を含む）を36時間通気した。

施与開始後から順次，明期（6時から18時；温度20℃，光条件580 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{sec}$ ）－暗期（18時から翌日6時；温度17℃）－明期（6時から18時）に計36時間保った後解体・乾燥し，各部位に含まれる ^{14}C を測定した。この間それぞれの部位から放出する ^{14}C を200mlの25%KOHに吸収させ，うち0.2mlを4cm²のろ紙（T o y o N o 2）に吸着させ，そのろ紙を乾式酸化して含まれる ^{14}C を測定した。

結 果

本実験の供試株は10月1日では正常な生育を示し，11月14日，12月20日ではわい化したため，11月14日には既に休眠に入っていたものと考えられた。

12時間の施与時間内に取り込まれた全 ^{14}C のうち，施与開始後から36時間に呼吸に

よって失われた割合（ただし，施与葉については施与終了後から呼吸によって失われた¹⁴C）についてみると，10月1日施与区ではいずれの部位でも約20%であったのに対し，施与時期が遅れるにしたがって施与葉，地上部はほぼ同じ割合で低下して，12月20日施与区では約12%になったが，地下部では低下の割合がやや大きく，12月20日施与区では5%になった。

施与36時間後の転流率を従来の方式に従って全回収量を基準に求めると，10月1日施与区の62%，11月10日施与区の56%から12月20日施与区の47%まで低下した。一方各部位での呼吸消失を含めた全取り込み量を基準に求めた転流率はそれぞれ66，57，51%となり，両者はほぼ平行して変化した。また，施与36時間後における施与葉からの¹⁴C回収率は，10月1日施与区の16%から12月20日施与区の38%まで高まり，根も同様に6%から15%まで高まったのに対し，施与葉を除く葉（以下葉とする）からのそれは19%から11%と徐々に低下した。また，12月20日施与区では4%が花房から回収された（第26図）。

施与葉に取り込まれた全¹⁴Cのうち，呼吸で失われた¹⁴Cの経時的変化は，10月1日施与区ではいずれの部位でも施与後最初の12時間が約30%と高く，その後の消失は緩やかであったが，11月10日以降の施与区では特に地下部からの消失が施与開始後からすでに緩やかになった（第27図）。

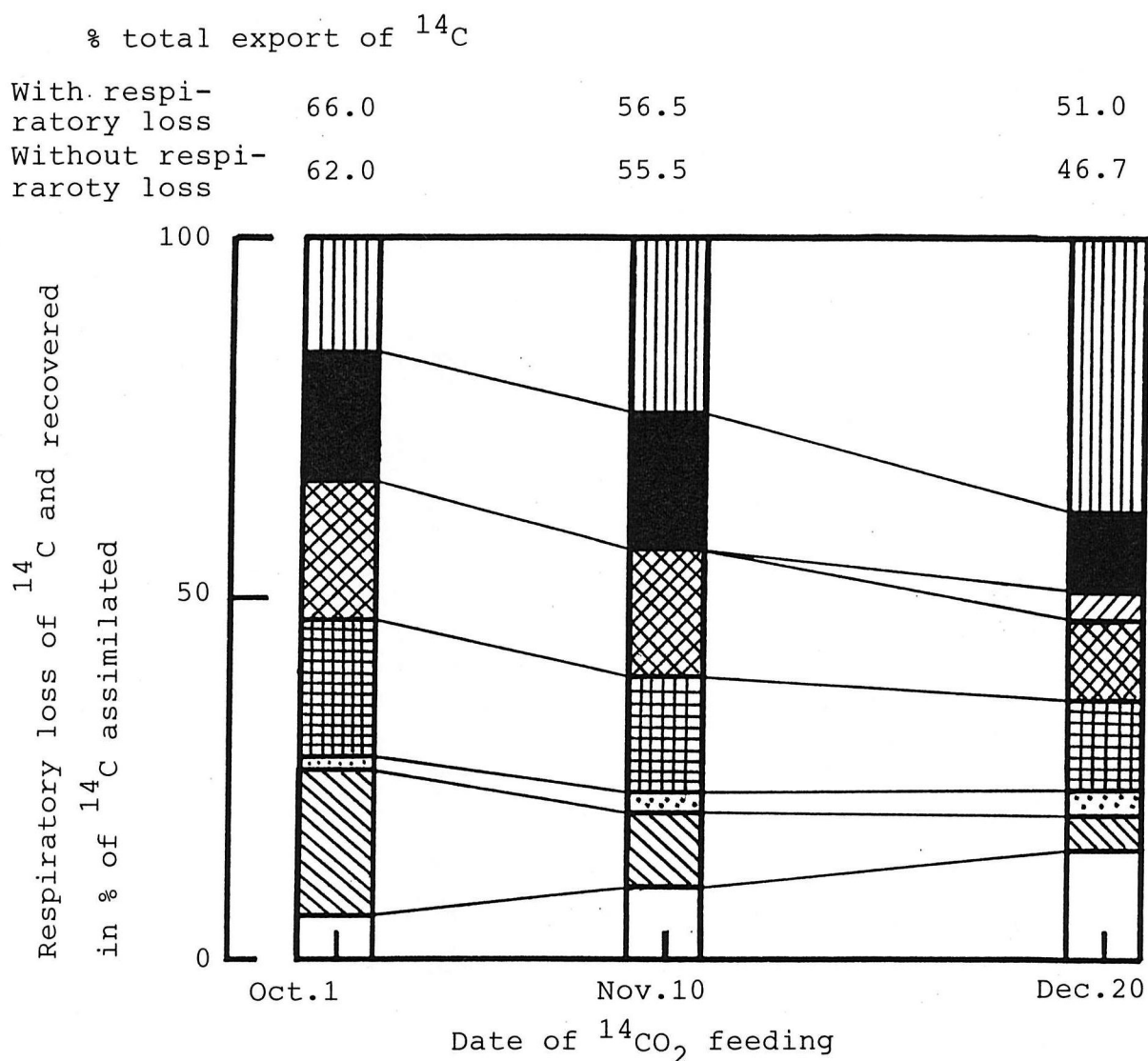


Fig.26. ^{14}C respired and recovered in individual plant parts 36-h after $^{14}\text{CO}_2$ feeding on Oct.1, Nov.10 and Dec.20 in percent of ^{14}C assimilated. The plants were supplied with $^{14}\text{CO}_2$ for the first 12-h and then kept in the dark and light for 12-h each. Recovered in roots; \square , crown; \dots , leaves; \times , clusters; \diagup and fed leaf; \parallel . Respiratory loss from aerial parts; grid , subterranean parts; \diagdown and fed leaf; vertical lines .

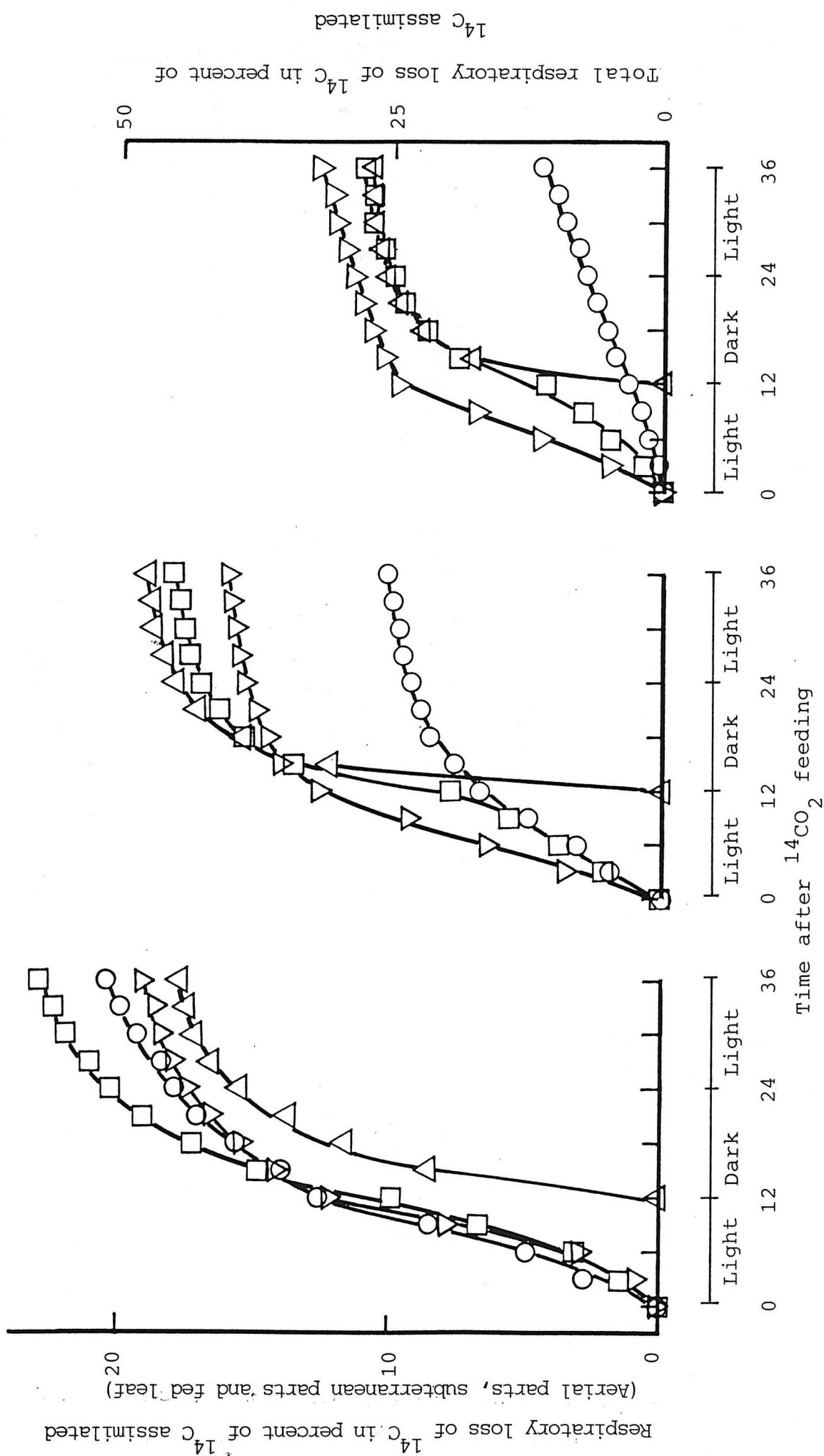


Fig. 27. Changes with time in respiratory loss in individual plant parts. The treatment was the same as Fig. 26. Aerial parts; ▽, subterranean parts; ○, fed leaf; △ and total; □.

第 5 節

考 察

本実験に用いた植物体は、第2章の結果及び第21図から、9月中旬以降に自発休眠が誘導され、11月上旬に最も深くなり、12月下旬にはほぼ完全に休眠から醒めるが、無加温下ではその後もなお強制休眠の状態にあるものと考えられた。

栄養生長期から休眠期にかけて、L2に ^{14}C を施与し、取り込まれた ^{14}C 消失割合の時間的変化を調べた。施与後最初の16時間の暗期中に消失した割合は、8月26日までの施与区では45-60%と高かったが、10月5日以降の施与区ではいずれも40%程度と低く、施与16時間後から10日後までに更に失われた割合は、いずれの施与区とも10%程度にすぎなかった。吉岡・高橋(129)は、無摘芯のトマトで、 $^{14}\text{C}\text{O}_2$ 施与後24時間以内に全呼吸消失分の70%以上が失われたことを報告しているが、本実験でも施与後16時間の暗期中に、10日間の全消失量の約80%が失われたことになった。また、施与後16時間の暗期中の温度はどの施与区でも18℃と一定であったにもかかわらず、10月4日以降の施与区で消失割合が低下したことから、休眠期には施与後一時的に比較的高い温度下に置かれても光合成産物の消失が抑制されることが明かとなった。

全転流率は、8月26日までの施与区では施与16時間後で40-45%と高く、施与後の時間的変化も小さかった。一方、10月5日以降の施与区では、施与16時間後の転流率は26-34%と低かったが、施与10日後には更に30%程度高まった。また、分配パターンは、8月26日以降施与時期が遅くなるほど根へのそれが高まり、地上部、特に葉へのそれが低下した。吉岡・高橋(128, 131)は、トマトで、高温下ほど転流が速やかに行われる反面、転流物質の消耗も早く、逆に低温下では転流が抑制されることを報告している。本実験のイチゴでも7-8月の栄養生長期には高温下で比較的早く光合成産物が転流し終えるのに対し、10-12月の休眠期には低温下で転流が長時間持続するとともに、トマトでHori and Shishido(35)が示したように光合成産物が地下部に高い割合で分配されることが明かとなった(第16図)。

根に蓄積された光合成産物の糖の形態は、8月26日までは主としてグルコース、フラクトースであり、10月5日以降はフラクトース、グルコース、シュクロースであった(第17図)。イチゴでは栄養生長期から休眠期にかけて、糖の蓄積が認められ、その増加は特に非還元糖で著しい(35)ことから、この間における非還元糖の増加はシュクロースによるものと考えられた。

根に見いだされた¹⁴Cの各画分への分配率は、10月5日までの施与区では、施与16時間後でエタノール可溶性画分及び残さで共に40%程度であったが、その後残さへの分配率は急速に高まり、逆にエタノール可溶性画分へのそれは低下した。また、11月14日以降の施与区では、施与16時間後のエタノール可溶性画分への分配率が55-63%と高まり、施与5、10日後の低下も緩やかであった。すなわちイチゴの根の生長は栄養生長期から花芽分化期にかけてが最も著しい(65,108)が、栄養生長期の高温条件下では、根に蓄積された光合成産物が比較的早くセルロースやタンパク質などの組織構成成分へ取り込まれるのに対し、休眠期には転流可能な状態で蓄積される割合が高まるものと考えられた。また、8月26日施与区から11月14日施与区にかけてデンプン画分への分配率がやや高まったことから、光合成産物がこの時期にデンプンの形で根に蓄積される割合が高まること(71)、また11月14日以降の施与区ではエーテル可溶性画分への分配率が高まったことから、休眠期には脂質への取り込みが高まり、それが耐寒性と関連する可能性のある(116)ことがうかがわれた(第18図)。

エタノール可溶性画分では施与後しばらくは糖画分への分配率が高く、その後低下したのに対し、アミノ酸画分へのそれは、施与後16時間は低く、その後高まったことから、光合成産物は栄養生長期、休眠期ともに施与後しばらくは糖の形で蓄積するが、その後は糖からアミノ酸への転換が生じ、しかもその割合は栄養生長期でより顕著であるものと考えられた(第19図)。

糖の間では、いずれの施与時期でも施与16時間後でシュクロースへの分配率が高く、8月26日施与区を除けば施与5、10日後には低下したことから、イチゴの転流物質はシュクロースである(15)と考えられたが、この点については更に検討する必要がある。

フラクトース、グルコースへの分配率は、11月14日以降の施与区の施与16時間後で約30%と高く、施与5日後も高まったのに対し、施与16時間後のシュクロースへの分配率は10月4日施与区までが高く、その後の低下も低かったことから、栄養生長期から休眠導入期まではシュクロースへの取り込みが高まり、休眠最深期から強制休眠期にはフラクトース、グルコースへの取り込みが高まるものと考えられたが、この結果は休眠最深期以降で非還元糖が増加する(第14図)という結果と一致しなかった。この理由はよく分からなかったが、施与5日後で還元糖への分配率が高まったことは、一度デンプンに取り込まれた¹⁴Cがその後に糖化することによって還元糖への¹⁴C分配率を高めたのではないかと考えられた。また、ソルビトールへの分配率はわずかであったが見いだされたことから、転流物質としてソルビトールが関与していることも考えられるため、今後この点について更に検討する必要がある。なお、その他の糖への分配率は、

施与時期にかかわらず15%以上で、シュークロースの分配パターンと同様の傾向であったことから、この糖は非還元糖であると考えられたが、その種類については不明なため、今後明かにする必要がある。

8月20日から12月25日の間、時期を変えて完全展開した上位7葉を残して下位葉を摘除した場合、全葉面積は9月20日の 1145 cm^2 から12月25日の 340 cm^2 まで $1/3$ に減少し、光合成量もこの間 $125\text{ mg CO}_2/\text{h}$ から $34\text{ mg CO}_2/\text{h}$ まで $1/4$ に減少した。しかし、株全体の光合成速度は10月14日で $12\text{ mg CO}_2/\text{dm}^2\cdot\text{h}$ と最も高く、その後の施与区では低下して、12月25日では $10\text{ mg CO}_2/\text{dm}^2\cdot\text{h}$ になったものの、低下の割合は、10月14日に比べても20%程度であった。したがって、同一の条件下で比較した場合には、光合成量の減少は葉面積の減少による部分が多いことが明かとなった。また、この間SLWが高まったことから、休眠期には転流が抑制される結果、光合成産物の葉への蓄積が増加するものと考えられた(第22図)。

各時期別にみると、8月20日ではL5の葉面積が 144 cm^2 と最大で、9月20日、10月14日では下位4-6葉の葉面積が 150 cm^2 以上と大きかったが、11月16日以降では、いずれの葉位でも 90 cm^2 以下で、しかも上位葉ほど小さかった。個々の葉の先端小葉で測定した切り葉での光合成速度は12月25日でやや低下したが、その割合は他の時期の同位葉の葉に比べても約20%程度であったことから、休眠期にもかなり高い光合成能力を有していることが明かとなった。また、寄与率はいずれの施与区でもL4-L6で高かった。Ryle (95) はオオムギで最も高い寄与率を示す葉は上位から数えて2ないし3葉であり、いずれの部位への光合成産物の転流量もこれらの葉からのものが最大であることを報告しているが、イチゴでも、栄養生長期、休眠期を問わず、光合成には十分に展開した上位3葉が重要であることが明かとなった。更に、受光態勢指数は栄養生長期、休眠期を問わず下位3-4葉で低かったが、10月14日

(休眠導入期)のみは下位葉での低下が小さかった。これは、1) 栄養生長期には葉柄は比較的直立するが、上位葉の葉面積が大きいため下位葉の受光態勢が悪化する、2) 休眠導入期には上位葉の葉面積がやや小さくなり、しかも株のロゼット化に伴って下位葉の葉柄が外側に倒れるため、下位葉の相互遮へいは一時的に栄養生長期より低下する。しかし、3) 休眠最深期から強制休眠期には下位葉の葉柄長の伸長が抑制されるとともに株のロゼット化が更に進むため、再び下位葉の相互遮へいが高まることによるものと考えられた(第23図)。

8月20日施与区で株全体の光合成量に対して最も高い寄与率を示した葉からの¹⁴C全回収量を100とすると、10月14日施与区までは100から161と多く、呼吸量

も70-94と多かったが、その後の施与区では減少して、12月25日施与区の ^{14}C 回収量は44、呼吸量は13にすぎなかった。また、部位別の ^{14}C 回収量も花房を除けばいずれも9月20日ないし10月14日施与区が最も多かったことから、光合成産物の部位別の回収量は栄養生長期の後期から休眠期にかけてが最も多く、この時期に乾物重の増加が最も著しい(65)という従来の結果と一致した(第25図)。

栄養生長期から休眠期にかけて各生育時期にそれぞれ12時間、 $^{14}\text{CO}_2$ をL4に連続施与した場合、部位別の呼吸量を加味した全転流率は、10月1日施与区の66%から12月20日施与区の51%まで低下し、この値は従来 of 部位別の回収率から求めた結果に比べてもほとんど変化しなかったことから、光合成産物の全転流率は、回収率のみで計算してもほぼ等しい結果が得られることが明かとなった(第26図)。また、Gordonら(20)はオオムギで、 $^{14}\text{CO}_2$ を8.5時間連続施与した場合、施与時間中に転流した部位から呼吸によって失われる割合は、全光合成量の約20%であることをみているが、イチゴでは11月10日までの施与区で施与時間中に転流部位から呼吸によって失われた割合は20-30%でこれとほぼ同様の傾向であった。しかし、12月20日施与区の明期中に呼吸によって失われた割合は約10%で、特に地下部での低下の割合が著しかったことから、休眠期には光合成の開始当初から地下部の呼吸が抑制され、相対的に分配率が高まることが明かとなった(第27図)。

第 6 節

摘 要

栄養生長期から休眠期にかけての光合成産物の転流・分配及び根における光合成産物の蓄積形態について検討した。

(1) 栄養生長期は、施与開始後 30 分間に取り込まれた全¹⁴C 光合成産物のうち、施与後 16 時間に 50-60% が、また、休眠期では 40% 程度がそれぞれ呼吸によって失われ、施与後の時間経過にともなう呼吸消失率の増加は 10-15% 程度であった。

(2) 転流率は、いずれの施与区でも施与後 16 時間が最も高く、栄養生長期では 40-46%、休眠期では 26-33% であった。また、栄養生長期では施与 16 時間以降の転流率はほぼ一定であったが、休眠期では施与 10 日後までに更に 30% 程度高まった。

(3) 光合成産物は栄養生長期には主として地上部に分配され、施与 16 時間以降の分配率もほぼ一定であったのに対し、休眠期には根の分配率が高まり、施与 10 日後までに更に 15% 程度高まった。

(4) 根に蓄積される糖の形態は、栄養生長期には主としてフラクトース、グルコースであり、休眠期にはフラクトース、グルコース、シュクロースであった。

(5) 根の¹⁴C 光合成産物は、栄養生長期には最初エタノール可溶性画分や残さが約 40% と高く、施与後の時間経過によって残さへの分配率が高まり、エタノール可溶性画分へのそれが低下したのに対し、休眠期ではエタノール可溶性画分への分配率が約 60% と高く、その後も高い割合を維持した。

(6) 糖画分に見いだされた根の¹⁴C 光合成産物は、いずれの施与区でも施与 16 時間後でシュクロースへの分配率が高く施与後の時間経過によって低下したことから、イチゴの主な転流物質はシュクロースであると考えられた。

(7) 栄養生長期には施与 16 時間後でシュクロースへの分配率が高く、休眠期にはフラクトースやグルコースへの分配率が高まった。

(8) 上位 7 葉を残して下位葉を摘葉した株の時期別の光合成量は栄養生長期から休眠導入期までが $100 \text{ mg CO}_2 / \text{h}$ 以上と多く、その後は急速に減少して、強制休眠期には栄養生長期の $1/3 - 1/4$ になった。

(9) 個々の葉の光合成速度は、栄養生長期から休眠期にかけて低下したが、その低下は 20% 程度であった。全光合成量に対する寄与率は、栄養生長期、休眠期とも上位 3 枚の展開葉が高く、相互遮へいは下位 3-4 葉で高かったが、休眠導入期には一時的に

低下した。

(10) 休眠期の光合成産物の ^{14}C 全回収量は栄養生長期の約 $1/2 - 1/3$ ，呼吸量は $1/3 - 1/7$ であった。また，部位別の ^{14}C 回収量は，花房を除くいずれの部位でも栄養生長期から休眠導入期が最も多かった。

(11) 部位別の呼吸率は栄養生長期には地上部，地下部ともほぼ等しい割合であったが，休眠期の呼吸率は部位別で異なり，地下部の呼吸率の低下の比率が地上部のそれを上回った。

(12) 部位別の呼吸量を含めた施与36時間後の全転流率は，栄養生長期，休眠期とも従来用いられてきた ^{14}C の回収率から求めた値に比べ大きな違いはないことが明らかとなった。

第 4 章

花房の発育に伴う貯蔵光合成産物の再転流

目 的

イチゴは栄養生長期から休眠期にかけて、根の光合成産物、特にデンプンや糖の増加がみられる (10, 72, 107)。しかし、その後休眠が打破され高温・長日条件下に移されると、新葉や花房の発育に伴って根重 (3, 4, 32, 65, 83) 及び根に蓄積されたデンプンや糖が減少する (63, 72)。したがって、休眠期のイチゴの根は、光合成産物の一時的な貯蔵器官として働き、休眠終了後、地上部の生育とともに再転流するものと考えられる。光合成産物の再転流については他の作物でも実験例がみられる (36, 38, 42, 86, 93, 97, 119, 127) が、イチゴでは報告がみられない。そこで、本章では、休眠期に根に蓄積した光合成産物が、高温・長日条件に移した際に花房へ再転流する割合について明らかにしようとした。

第5章に共通の材料及び方法

第1節では1処理5個体を、また第2節では1処理3個体をそれぞれ供試した。また、根に蓄積した光合成産物の各画分の分析は、第3章・第1節に従った。

第 1 節

休眠期における蓄積光合成産物の形態と再転流

材料及び方法

1983年6月30日、子株を鉢上げして、ファイロンハウス内で栽培した。10月14日（休眠導入期）及び11月24日（自発休眠後期）の両日、それぞれ最新葉が1/2展開したものを15個体を選んで、この葉を含めて上位葉4枚を残して下位葉を摘除した後、下位葉より数えて第2葉（以下L2とする）に $10\mu\text{Ci}$ の $^{14}\text{CO}_2$ を16時から30分間施与した。施与後は26/24℃（明期/暗期）、16時間日長の空調ガラス室内に移し、施与1日後に、 $^{14}\text{CO}_2$ 施与葉のみを切除して、引き続き第1花房・第1花の着色期まで育てた。 $^{14}\text{CO}_2$ 施与1、10日後、及び第1花房・第1花の着色時に、部位別に解体し、含まれる ^{14}C 放射能を測定した。また、根の乾物試料300mgをエタノール可溶・エーテル可溶性画分、デンプン画分及び残さの各画分に分け、含まれる ^{14}C 放射能を測定した。

結 果

高温・長日処理開始後、第1花房・第1花の着色までに要した日数は、10月14日施与区で52日、11月24日施与区で47日であった。10月14日施与区では、高温・長日条件に移した後も株はわい化状態を保ち、花は肥大途中で生育を停止した。一方、11月24日施与区では、10月14日施与区に比べて新葉の拡大、花房の発育は共に旺盛であった。

高温・長日条件に移した後の乾物重の変化は10月14日施与区では小さく、11月24日施与区では大きかった。すなわち、根は、10月14日施与区では52日後まで約3.5g前後で大きな変化はなかったが、11月24日施与区では高温・長日条件に移した時点で7gもあり、10月14日施与区のその約2倍であったが、その後急減して、47日後には4gになった。施与した時点で展開していた葉（以下古葉とする）及びクラウンは両施与区とも52-47日後まで漸増した。高温・長日条件に移した後に展開した葉（以下新葉とする）、花房、ランナーは、いずれの施与区とも施与10日以降、急速に増加したが、52-47日後では、11月24日施与区の新葉、花房は10月14日施与区のそれらの約1.5倍になった（第28図）。

$^{14}\text{CO}_2$ 施与1日後に施与葉を除く全植物体中に存在した全 ^{14}C 量を100とすると、10月14日施与区ではそのうち38が根に、16がクラウンに、43が古葉に存在し、新葉、花房、ランナーにはそれぞれ2以下が存在した。一方、11月24日施与区では根に62、クラウンに14、古葉に19、新葉、花房、ランナーにはそれぞれ3以下が存在した。施与1日後の全 ^{14}C 量100のうち、両施与区とも施与10日後に約30が、52-47日後には約40が呼吸によって失われた。一方、根及びクラウンからの回収量は、両施与区とも施与10日後には同1日後の約35%となり、52-47日後にはクラウンではほとんど変わらなかったが、根では更に減少した。古葉からの回収量は施与52-47日後に同1日後の約60%に減少した。花房、新葉からの回収量は、10月14日施与区では施与52日後の8まで徐々に増加したのに対し、11月24日施与区では、新葉からのそれが10日後の24まで増加した後47日後には16に減少し、花房からのそれは10日後に6、47日後に18と増加した。更に、ランナーからの回収量は、両施与区とも終始1以下であった（第29図）。

植物体各部位における呼吸率が一定であると仮定すれば、施与後10日以降における新葉や花房からの回収量が施与1日後のそれから呼吸によって失われた分を引いた量よりも増加したことは、ソース各部位から ^{14}C がこれらの各器官へ再転流したものと考えられる。そこで、再転流量を x とすると、

$$x = \text{第1花房・第1花着色期における特定部位からの回収量} - \{ \text{施与1日後における当該部位からの回収量} \times (100 - \text{第1花房・第1花着色期までの全呼吸消失率}) \times 1/100 \}$$

とすると、 x が負の場合は特定部位からの再転流による転出量を、正の場合には他部位からの転入量を示すことになる。計算結果（第5表）から明らかなように、両施与区とも根、クラウンは ^{14}C 光合成産物が再転流する際のソースとなり、古葉、新葉、花房及びランナーはシンクとなった。両施与区とも再転流した全 ^{14}C 光合成産物を100とした場合、10月14日施与区では、79%が、11月24日施与区では93%がそれぞれ根によるもので、クラウンによるものは、それぞれ21%及び8%であった。また、それらのうち10月14日施与区では、新葉へ44%が、花房へ27%が分配されたほか、古葉、ランナーへもそれぞれ18、12%が分配された。一方、11月24日施与区では、新葉への分配率は47%で、10月14日施与区と大差はなかったが、花房へのそれは高まって50%になった反面、古葉、ランナーへの分配率はいずれも1-2%に低下した。

根にみいだされた ^{14}C の各画分への分配率は、施与1日から10日後にかけての変化が大きく、その後の変化は緩やかであった。

10月14日施与区についてみると、施与1日後の残さへの分配率が40%と高く、その後も高まって、52日後には58%になったのに対し、エタノール可溶性画分、デンプン画分へのそれは、施与1日後の20-25%から、10日後の15%まで低下し、その後の変化は小さかった。エーテル可溶性画分への分配は、施与1日後の14%から10日後の19%まで高まった。

11月24日施与区についてみると、施与1日後のエタノール可溶性画分への分配率が49%と高く、その後は急速に低下して、47日後には7%になったのに対し、残さへのそれは、施与1日後の26%から47日後の58%まで高まった。デンプン画分、エーテル可溶性画分への分配率は、施与1日後の約10%から47日後の約20%まで徐々に高まった（第30図）。

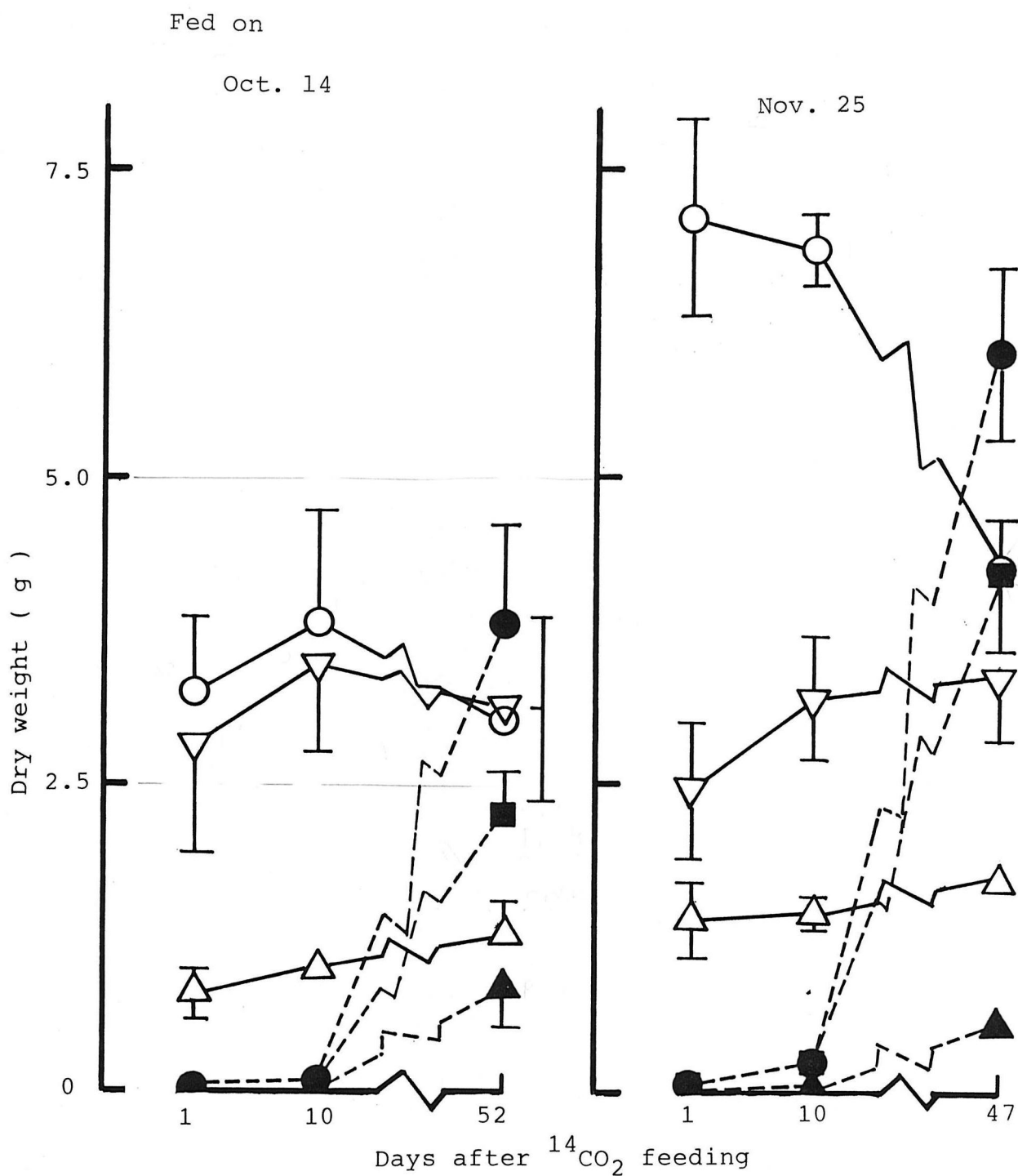


Fig. 28. Changes with time in dry weight of plant parts after transferred to day/night temperatures of 26/24 C and 16-h daylength on Oct. 14 and Nov. 25. Roots; ○ , old leaves; ▽ , newly developed leaves; ● , clusters; □ , crown; △ and runners; ▲ .

Fed on

Oct. 14

Nov. 25

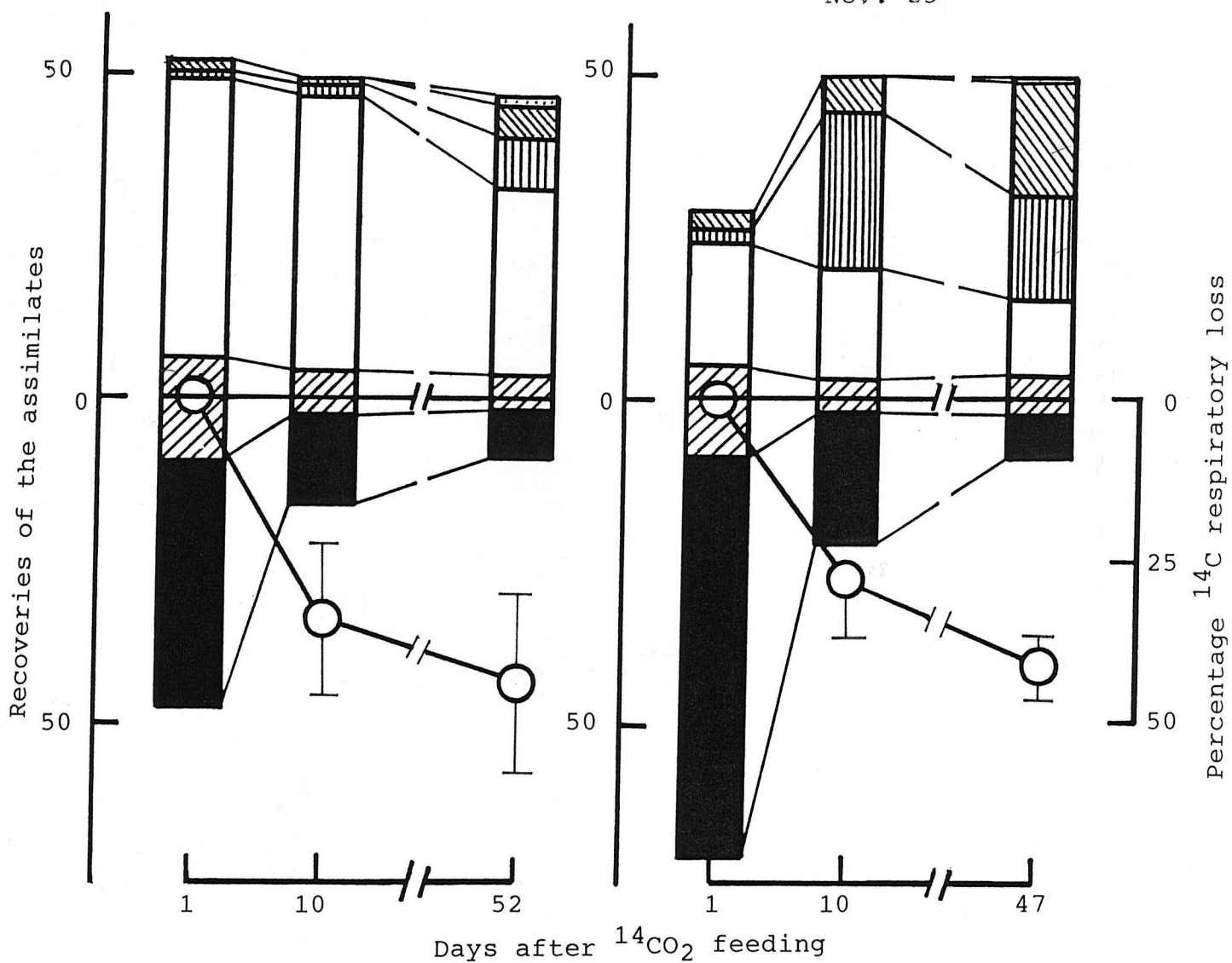


Fig. 29. Changes with time in respiratory loss of ^{14}C and ^{14}C recoveries in plant parts in percent of ^{14}C recovered in whole plant except the fed leaf one day after feeding.

Respiratory loss; \bigcirc and recoveries in roots; \blacksquare , crown; \square , old leaves; \square , new leaves; \square , clusters; \square and runners; \square .

Table 5. Retranslocation of ^{14}C -photoassimilates once accumulated in roots and crown to the other plant parts at the coloring stage. Total ^{14}C recovered in a whole plant except the fed leaf one day after feeding on Oct. 14 and Dec. 25 were normalized to 100.

$^{14}\text{CO}_2$ application date	14 October	24 ²⁵ November
Roots	^z -13.7(79.2%) ^y	-29.4(92.5%) ^y
Crown	- 3.6(20.8)	- 2.4(7.5)
Old leaves	^z + 3.1(17.9)	+ 0.6(1.9)
New leaves	+ 7.6(43.9)	+15.0(47.2)
Clusters	+ 4.6(26.6)	+15.8(49.7)
Runners	+ 2.0(11.6)	+ 0.4(1.2)

^z- and + mean export and import respectively.

^yValues in parenthesis show contribution rate of each part.

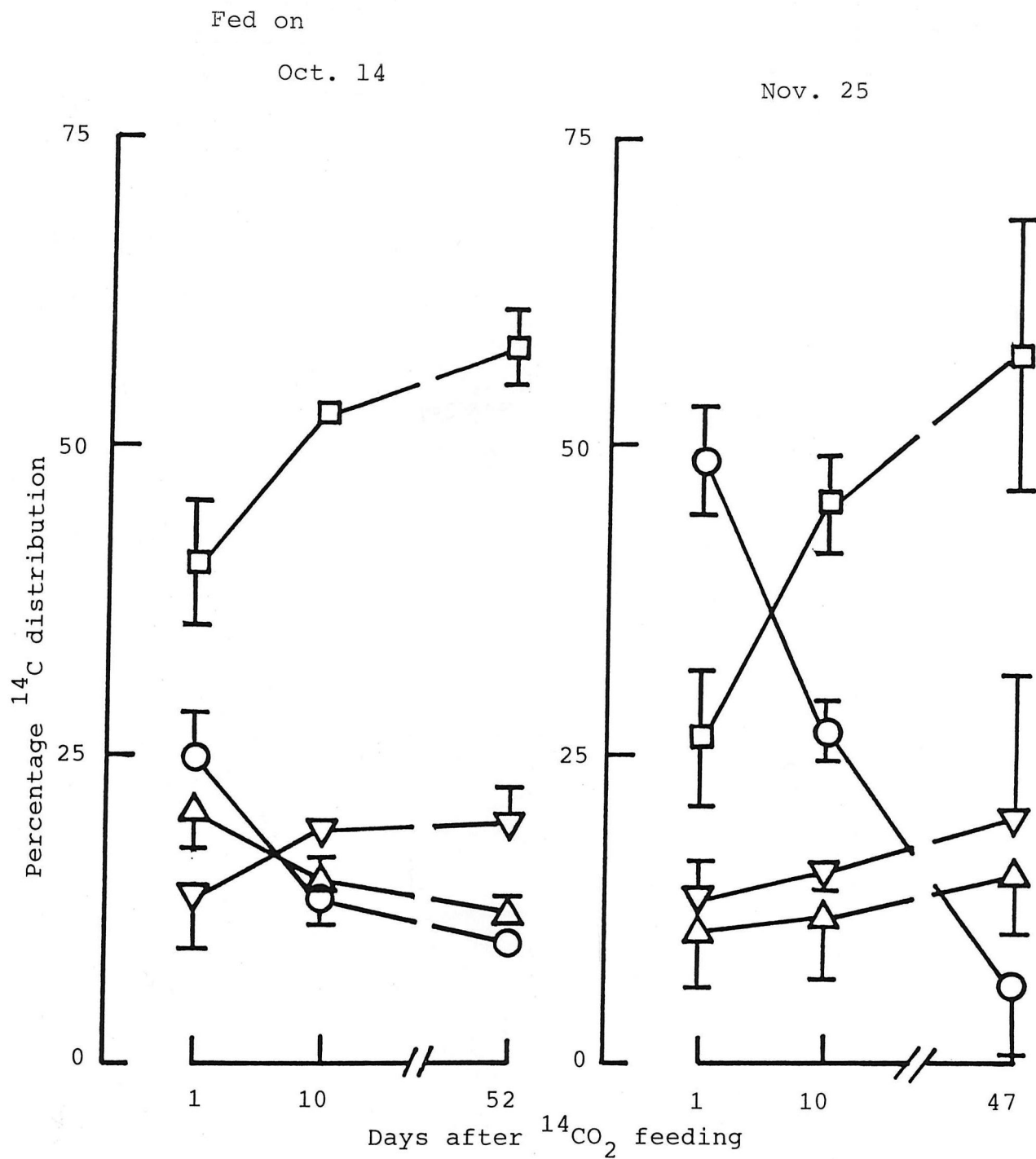


Fig. 30. Changes with time in ^{14}C distribution among ethanol soluble; ○, ether soluble; ▽, perchloric acid soluble; △ and residual; □ fractions.

第 2 節

花房の發育における貯蔵光合成産物の寄与率

材料及び方法

1982年7月1日に子株を鉢上げして、12月24日までファイロンハウス内で栽培した後、12月25日から24/22℃（明期/暗期）、16時間日長で1983年2月24日（第2花房・第2花の収穫適期）まで育て、この間に発生するランナーは伸長初期に先端部を切除した。1982年7月1日（鉢上げ時）、7月18日、9月1日（以上栄養生長期）、10月5日（休眠導入期）、11月14日（休眠最深期）、12月24日（休眠覚醒期）の計6回、それぞれ9個体を、また、1983年1月9日（開花期）、1月24日（第1・第2花房の發育期）及び2月23日（第1・第2花房の収穫適期）の計3回、それぞれ6個体を選んで20 μ Ciの $^{14}\text{C}\text{O}_2$ を第31図に従って16時から30分間全葉に施与した。施与直後の株は、採取後に乾燥させる過程で、取り込まれた ^{14}C が呼吸によって大量に失われるため、各施与区とも、施与終了後3個体を直ちに採取して、施与葉を100mlの熱エタノール中に約5分間浸漬した。地下部は採取後直ちに乾燥させ、エタノール中から回収された全 ^{14}C と抽出残さ及び根、クラウンから回収された全 ^{14}C の合計を ^{14}C 全取り込み量とした。また、残りの個体は、1982年12月24日以前の施与区では、12月25日及び1983年2月24日に、また12月25日以降の施与区では1983年2月24日にそれぞれ3個体ずつを解体・乾燥し、含まれる ^{14}C 放射能を測定した。

以上とは別に、9回の $^{14}\text{C}\text{O}_2$ 施与日に、それぞれ別の3個体を選び、枯死葉を摘除した後、鉢全体をポリエチレンフィルムバッグで覆い、クラウン部でシールドして30 x 30 x 50 cmの亚克力製同化箱内に搬入し、24℃、空気流量10 l/min（外気）の条件下で光合成量を測定した。また、新葉の展開がみられた1月9日以降では、株全体の光合成速度を測定後、古葉のみを摘除して再び測定し、両者の差をもって古葉の光合成速度とした。

結 果

各施与区における乾物重の変化を第32図に示した。全乾物重は、7月1日の0.5 gから11月14日の23 gまで急増し、その後1月9日までの増加はやや緩やかであっ

たが、以後再び急増して、2月24日には41gになった。部位別の乾物重では、枯死した部分を除く根（以下根とする）が7月1日の0.1gから12月24日の10gまで増加し、その後は減少して2月23日には5gになった。またこの間に枯死した根は2gであり、特に高温・長日条件に移してから枯死量が多かった。クラウンは7月1日の0.1gから12月24日の2gまで増加し、その後はほとんど変化しなかった。高温・長日条件に移す前に展開していた葉（以下単に古葉とする）は、7月1日の0.3gから11月14日の10gまで急増し、以後12月24日まで漸減したが、その後は急減して、2月23日にはすべて枯死した。古葉のうち枯死したもの（以下枯死葉とする）は、12月24日まで漸増し、その後は急増して、2月23日には15gになった。えき芽を含めて高温・長日条件に移した後に展開した葉（以下新葉とする）は、12月24日までは0.1g以下であったが、その後は急増して、2月23日には11gになった。花房もえき芽同様12月24日以降に増加して、2月23日には5gになった。

枯死葉を除いた時期別の葉面積は、7月1日の 0.6 dm^2 から11月14日の 13 dm^2 まで増加し、高温・長日条件に移してからは急減したが、新葉の葉面積は急増して2月23日には 21 dm^2 になった（第33図）。

時期別の光合成速度は、7月1日の $13 \text{ mg} \cdot \text{CO}_2 / \text{dm}^2 \cdot \text{h}$ から10月5日の $11 \text{ mg} \cdot \text{CO}_2 / \text{dm}^2 \cdot \text{h}$ まで徐々に低下し、その後は急速に低下して12月24日には $2 \text{ mg} \cdot \text{CO}_2 / \text{dm}^2 \cdot \text{h}$ になった。古葉の光合成速度は1月9日以降更に低下して、1月24日には $1 \text{ mg} \cdot \text{CO}_2 / \text{dm}^2 \cdot \text{h}$ になったが、新葉のそれは1月9日の $11 \text{ mg} \cdot \text{CO}_2 / \text{dm}^2 \cdot \text{h}$ から2月23日の $7 \text{ mg} \cdot \text{CO}_2 / \text{dm}^2 \cdot \text{h}$ まで低下した。（第34図-A）。

株全体の光合成量は、7月1日の $7 \text{ mg} \cdot \text{CO}_2 / \text{h}$ から10月5日の $120 \text{ mg} \cdot \text{CO}_2 / \text{h}$ まで増加した後、12月24日まで漸減し、その後は新葉の展開とともに急増して、2月23日には $150 \text{ mg} \cdot \text{CO}_2 / \text{h}$ になった（第34図-B）。

次に施与直後の ^{14}C 全回収量（ ^{14}C 全取り込み量）を100として、そのうち12月25日あるいは2月24日の時点で枯死部を含めて植物体各部位から回収された量（生体部位からの場合は蓄積量）及びそれらの合計を ^{14}C 全取り込み量から差し引いた値（呼吸消失量）を指数表示した。その結果、10月5日までとその後では異なった。すなわち、12月25日の時点では10月5日以前に取り込まれた全 ^{14}C はその約70%が失われ、植物体各部位からの回収率は枯死葉と根で約10%と高かった反面、新葉や花房からのそれはほとんどみいだされなかった。一方11月14日以降に取り込まれた全 ^{14}C は、その約35%が失われ、枯死部からの回収率も3%以下になった反面、根、古

葉からのそれは高まって17-38%となり、花房や新葉からの回収率もわずかながらみいだされた(第6表-A)。同様に、12月24日の時点では、10月5日以前に取り込まれた ^{14}C はその約70%が、11月14日以降に取り込まれた ^{14}C はその約40%が失われた。枯死部からの回収率は11月14日施与区の40%から、その後の施与区では漸次低下したのに対し、枯死部以外からの回収率は、11月14日施与区の18%から漸次高まって、2月23日施与区では61%になり、そのほとんどが新葉及び花房にみいだされた(第6表-B)。

7月1日から2月23日までに作られた全光合成産物のうち、12月25日(または2月24日)の時点における全呼吸量、部位別回収量を、

A: ある施与区(仮にn番目の施与区とする)で取り込まれた全 ^{14}C とn+1番目の施与区で取り込まれた全 ^{14}C の、12月25日(または2月24日)における呼吸消失率(または部位別回収率)の平均値

B: n番目とn+1番目の施与区の光合成量の平均値

C: 同、日長の平均値

D: 同、日数

として、 $A \times B \times C \times D$ で表す(ただし、部位別の呼吸率は一定であり、光合成は日の出から日没まで同一条件下で行なわれたものとする)と、10月4日及び12月24日を境に特異的な傾向がみられたため、7月1日-10月4日、10月6日-12月24日、12月25日-2月23日の各期間をそれぞれまとめて示した。

12月25日までの全光合成量は107g(CH_2O)で、うち44gが呼吸で失われ、12gが枯死した部位に、残り32gが枯死部位を除く植物体(以下植物体とする)中にみいだされた。10月5日以前と10月6日以降で比較すると、全光合成量は3:2、枯死部位からの回収量は4:1で、共に10月5日以前のほうが多かったが、呼吸量は2:3、植物体からの回収量は3:7で、共に10月6日以降のほうが多かった。また、部位別では、根及び枯死した根では、10月5日以前と10月6日以降でほぼ1:1であったのに対し、枯死葉では4:1と10月5日以前のほうが多く、逆に古葉、新葉では1:4と10月6日以降のほうが多かった。また、花房は全量が10月6日以降でみいだされた(第7表-A)。

2月24日の時点では、全回収量は146gで、うち85mgが呼吸によって失われ、28gが枯死し、残り34gが植物体中にみいだされた。7月1日-10月5日、10月6日-12月24日、12月25日-2月23日で比較すると、全回収量の比は4:3:3であったが、呼吸量は10:5:4と10月5日以前のものが多かった。また、枯死部位からの回収量は4:5:1と7月1日-12月24日のものが多かったの

に対し、植物体からのそれは、2 : 3 : 6と12月25日以降のものが多かった。部位別では、枯死した根、枯死葉、根、クラウンとも7月1日－12月24日のものが約8割を占めたのに対し、新葉、花房では12月25日以降のものが約8割を占めた（第7表－B）。

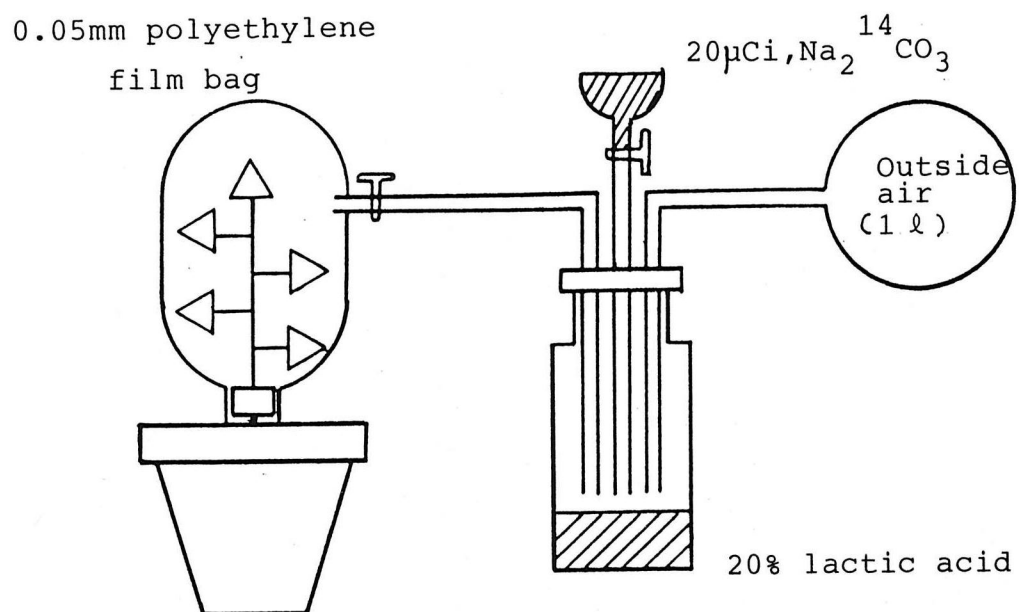


Fig. 31. ¹⁴CO₂ feeding system

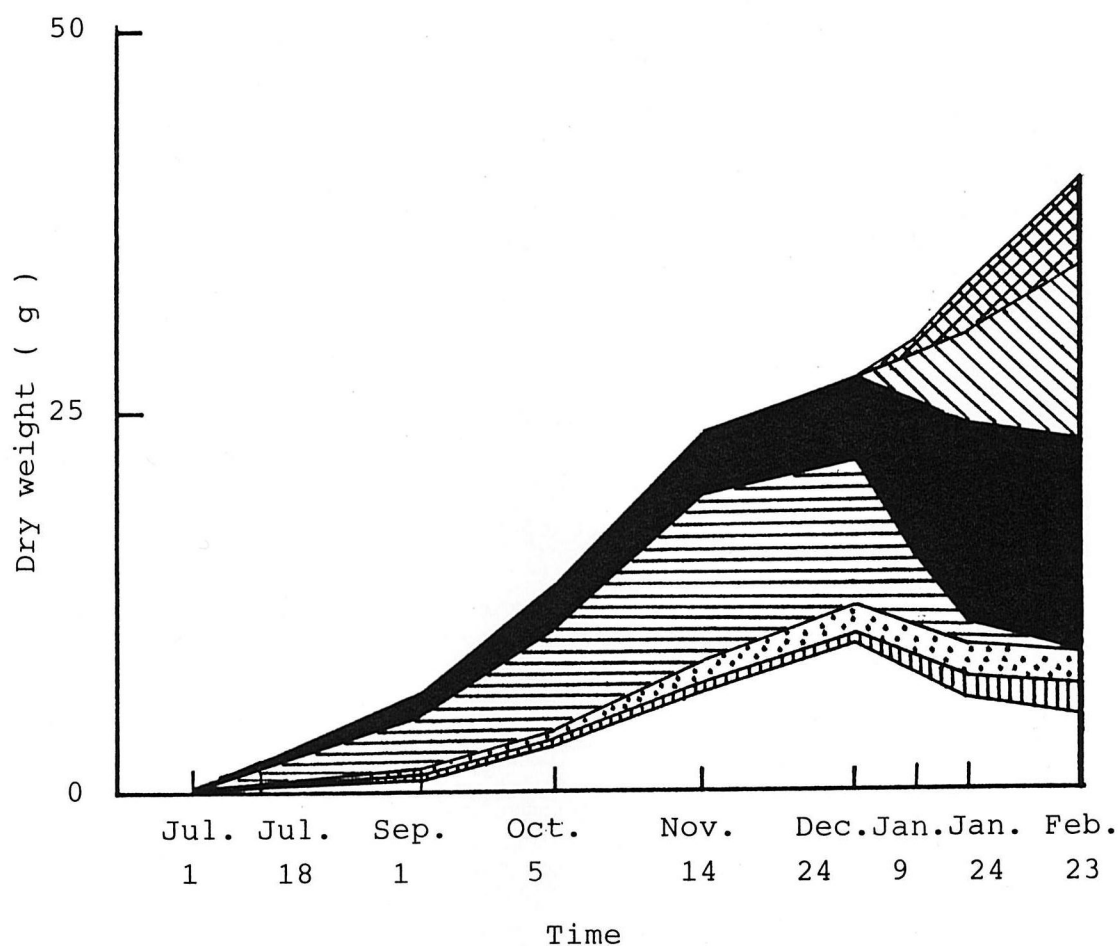









Fig. 32. Seasonal changes in dry weight of plant parts.

Plants were transferred to day/night temperatures of 24/22 °C and 16-h daylength on Dec.25.

Roots;  , dead roots;  , crown;  , old leaves;  , dead leaves;  , new leaves;  and clusters;  .

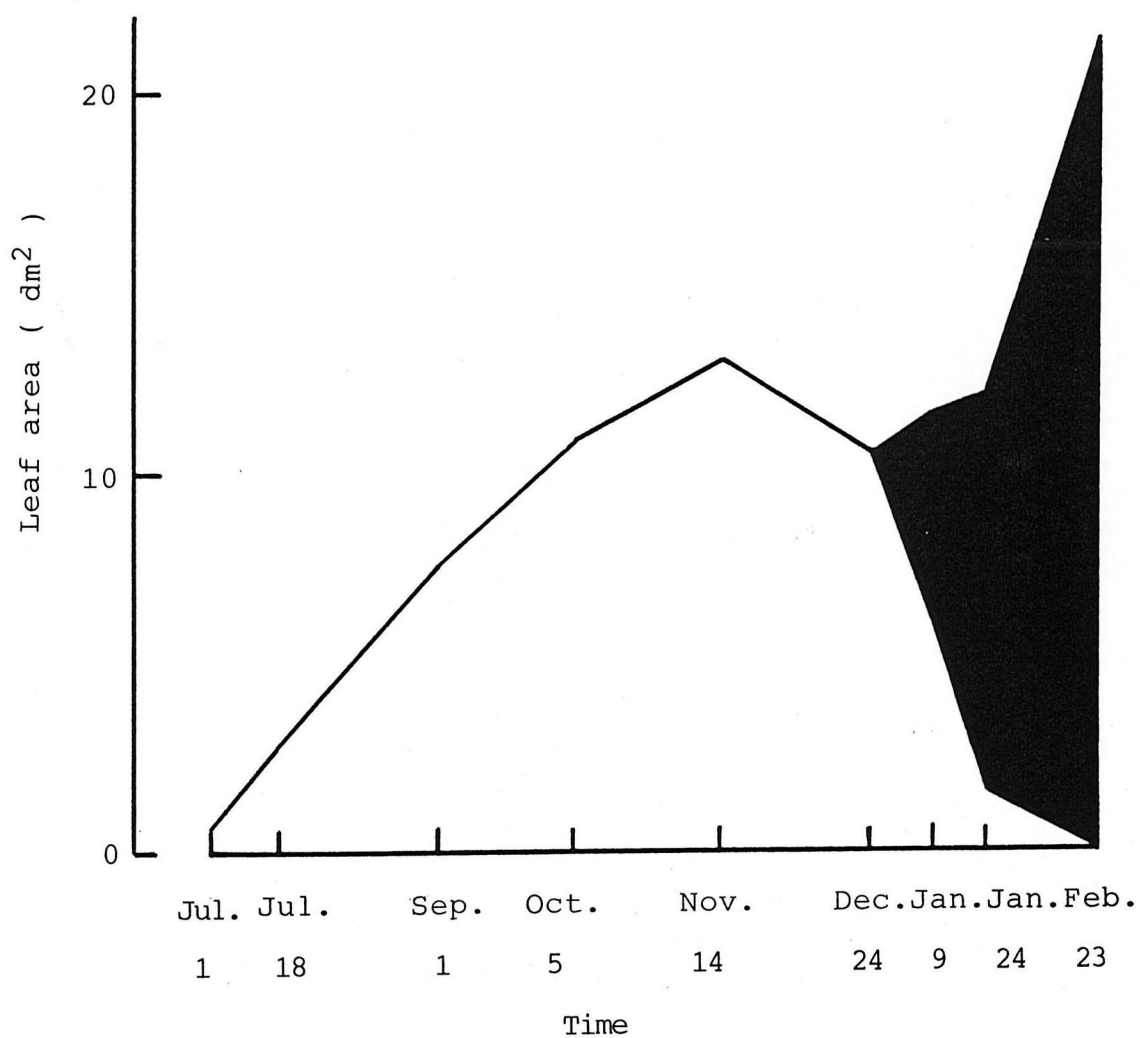


Fig. 33. Seasonal changes in leaf area.

Plants were transferred to day/night temperatures of 24/22°C and 16-h daylength on Dec. 25. Old leaves; and new leaves; .

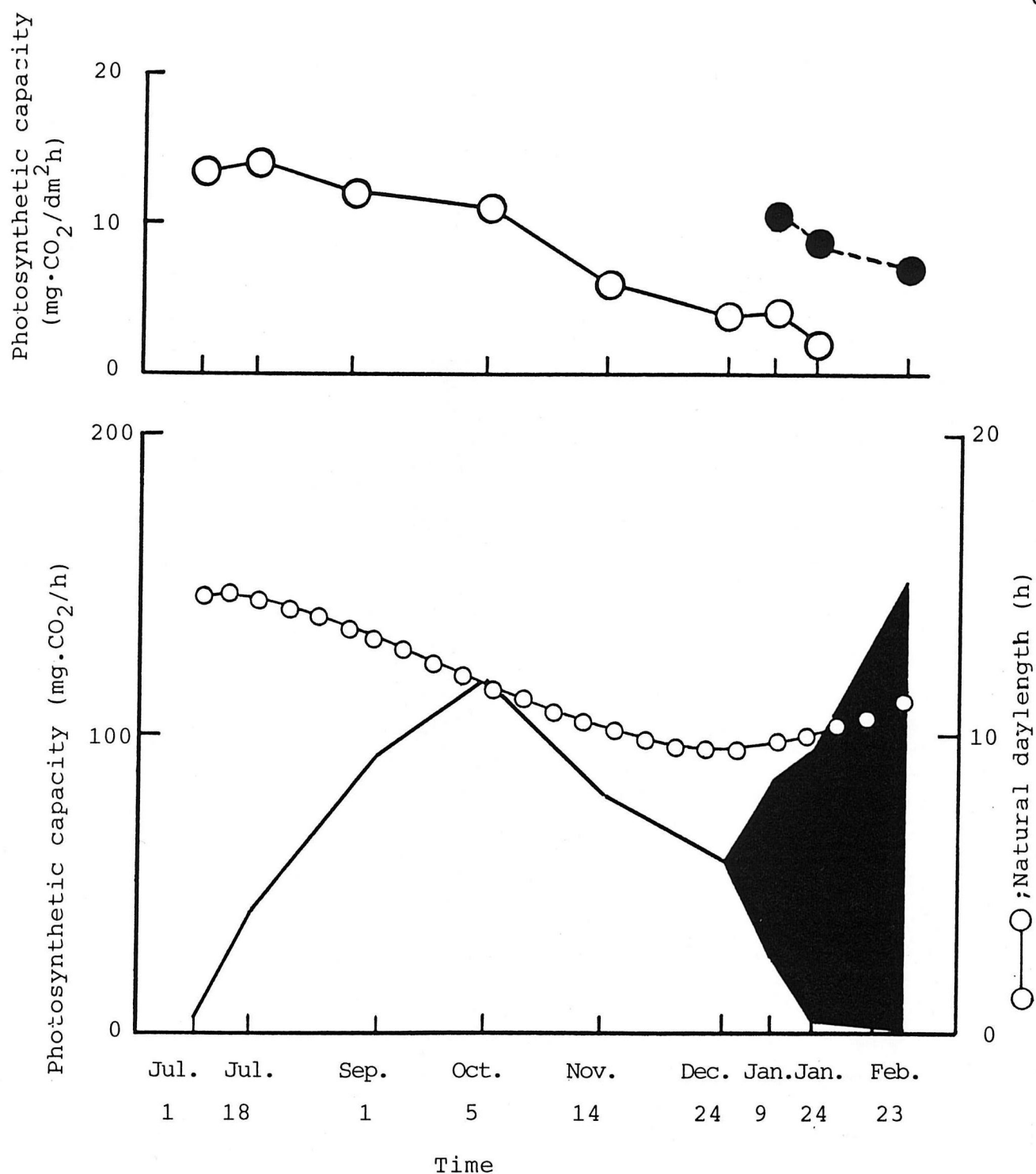


Fig.34. Seasonal changes in photosynthetic rate (A), photosynthetic capacity and natural daylength (B).

Plants were transferred to day/night temperatures of 24/22°C and 16-h daylength on Dec. 25.

Old leaves (○, □) and new leaves (●, ■).

Table 6. Changes with $^{14}\text{CO}_2$ feeding time in respiratory loss of ^{14}C recoveries in individual plant parts on Dec. 25 (A) and Feb. 24 (B) in percent of ^{14}C assimilated.

(A)

¹⁴ C CO ₂ feeding date	1 Jul	18 Jul	1 Sep	5 Oct	4 Nov	24 Dec
¹⁴ C was recovered on	25 Dec					
Fresh parts						
Roots	7.34	8.15	9.24	10.63	16.65	24.54
Crown	7.44	1.42	0.92	5.01	5.74	4.31
Old leaves	N D	0.56	3.57	10.45	37.65	33.06
New leaves	N D	N D	N D	0.27	0.43	0.83
Clusters	N D	N D	N D	0.01	0.28	1.21
Total	14.78	10.13	13.73	26.37	60.75	63.95
Dead parts						
Roots	1.78	0.77	1.81	4.69	1.76	N D
Leaves	4.56	11.27	14.40	3.94	2.50	N D
Removed runners	3.87	0.85	2.04	N D	N D	N D
Total	10.21	12.89	18.25	8.63	4.26	N D
Respiratory loss	75.01	76.99	68.01	65.01	34.98	36.05

(B)

¹⁴ C CO ₂ feeding date	1 Jul	18 Jul	1 Sep	5 Oct	14 Nov	24 Dec	9 Jan	24 Jan	23 Feb
¹⁴ C was recovered on	24 Feb								
Fresh parts									
Roots	6.67	6.29	5.6	5.51	5.31	8.43	0.89	1.27	2.76
Crown	5.75	0.63	0.91	1.67	4.95	8.36	1.12	0.92	1.94
Old leaves	N D	N D	N D	N D	N D	N D	N D	N D	N D
New leaves	N D	0.05	1.02	2.44	4.85	7.91	21.03	29.97	37.28
Clusters	N D	0.01	0.05	0.44	2.82	11.02	15.44	17.59	19.03
Total	12.42	6.98	7.58	10.06	17.93	35.72	38.48	49.75	61.01
Dead parts									
Roots	1.05	1.05	4.53	4.79	3.96	4.77	3.47	5.35	N D
Leaves	10.85	9.65	16.46	15.15	37.12	18.83	1.35	1.12	N D
Removed runners	1.44	2.38	1.42	N D	N D	N D	N D	N D	N D
Total	13.34	13.08	22.41	19.94	41.08	23.60	4.82	6.47	N D
Respiratory loss	74.25	79.94	70.01	70.00	40.99	40.68	56.71	43.78	38.98

Table 7. contribution rate of photoassimilates at different stages to those respired and recovered in individual plant parts on Dec. 25 (A) and feb. 24 (B).

(A)

¹⁴ CO ₂ feeding date	1 Jul-5 Oct	6 Oct-24 Dec	Total
¹⁴ C was recovered on	25 Dec		
Fresh parts			
Roots	5.83 ^Z (44.30) ^Y	7.33 ^Z (55.70) ^Y	13.16 ^Z
Crown	1.4 (36.55)	2.43 (63.45)	3.83
Old leaves	2.63 (17.98)	12.00 (82.02)	14.63
New leaves	0.04 (16.00)	0.21 (84.00)	0.25
Clusters	N D (0.00)	0.16 (100.00)	0.16
Total	9.9 (30.91)	22.13 (69.09)	32.03
Dead part			
roots	1.37 (52.49)	1.24 (47.51)	2.61
leaves	6.84 (84.65)	1.24 (15.35)	8.08
Removed runners	0.81 (100.00)	N D (0.00)	0.81
Total	9.02 (78.43)	2.48 (21.57)	11.50
Respiratory loss	18.92 (43.46)	24.61 (56.54)	43.53
Total	62.77 (58.64)	44.26 (41.36)	107.04

(B)

¹⁴ CO ₂ feeding date	1 Jul-5 Oct	6 Oct-24 Dec	25 Dec-23 Feb	Total
¹⁴ C was recovered on	24 Feb.			
Fresh parts				
Roots	3.72 ^Z (50.54) ^Y	2.82 ^Z (38.32) ^Y	0.82 ^Z (11.14) ^Y	7.36 ^Z
Crown	0.73 (21.53)	1.98 (58.41)	0.68 (20.06)	3.39
Old leaves	N D	N D	N D	N D
New leaves	0.66 (4.58)	2.08 (14.42)	11.68 (81.00)	14.42
Clusters	0.08 (0.94)	1.56 (18.35)	6.86 (80.71)	8.50
Total	5.19 (15.41)	8.44 (25.07)	20.04 (59.52)	33.67
Dead parts				
Roots	2.18 (39.00)	2.12 (37.92)	1.29 (23.08)	5.59
Leaves	8.87 (41.78)	11.64 (54.83)	0.72 (3.39)	21.23
Removed runners	0.88 (100.00)	N D (0.00)	N D (0.00)	0.88
Total	11.93 (43.07)	13.76 (49.68)	2.01 (7.26)	27.70
Respiratory loss	45.65 (53.69)	22.05 (25.93)	17.33 (20.38)	85.03
Total	62.77 (42.88)	44.25 (30.23)	39.38 (26.90)	146.40

^Zvalues show g CH₂O

^YValues in parenthesis show contribution rate of each part.

第 3 節

考 察

10月14日と11月24日にそれぞれL2に $^{14}\text{C}\text{O}_2$ を施与し、施与1日後に施与葉のみを切り取って、第1花房・第1花の着色期まで育てた。

乾物重は、10月14日では第1花の着色期までに新葉、花房が増加したが、根は大きな変化はなく、両者の間に明瞭な相関はみられなかった。しかし11月24日では、施与1日後で根が10月14日の約2倍に達し、その後は根と新葉、花房の間に負の相関を示した(第28図)。

施与1日後の ^{14}C 全回収量を100とした場合、その後の呼吸消失率は、両施与区ともほぼ同じ傾向であったが、11月24日施与区の根からの回収量は、10月14日施与区のそれを大きく上回った。しかし、その後の回収量は、両施与区とも施与10日後で根からのそれが1/3になったのに対し、花房、新葉からの回収量は、11月24日施与区のほうが高まった。したがって、イチゴは休眠期に高温・長日条件下に移しても、蓄積された光合成産物の地上部への再転流が促されるが、その割合は休眠の深浅に左右され、休眠導入期では低く、自発休眠後期には高いことが明かとなった(第29図)。

再転流の際のソースとして働く器官は、両施与区とも根が80%以上を占めた。また、シンクとして働く器官は、新葉、花房が大きく、特に11月24日施与区では、第1花の着色期までに両者がほぼ同じ割合で再転流した(第5表)ことから、休眠期に一時的に蓄えられた光合成産物の再転流については、新葉、花房は同じ程度の大きさのシンク容量をもつものと考えられた。また、両施与区とも古葉が弱いシンクとして働いた。第1章で、イチゴの葉のシンクとしての働きは、ほぼ展開するまでの間であり、展開後はソースとして働く割合が高くなることを示した(第1図)が、本実験では $^{14}\text{C}\text{O}_2$ 施与時において、上位葉4枚を残して下位葉を摘除した際、1/2展開した葉を古葉として扱ったため、高温・長日に移した後にこの葉が展開する間、一時的にシンクとして働いたものと考えられた。

更に根では残さとエタノール可溶性画分との間で負の相関がみられ、特に11月24日施与区では、施与1日後のエタノール可溶性画分への分配率が、10月14日施与区の2倍に達し、その後の低下も著しかった(第30図)ことから、自発休眠期が覚醒するにつれ、可溶性の光合成産物への分配率が高まるため、貯蔵光合成産物の再転流に使われる割合が高まったものと考えられた。

乾物重は、鉢上げ後から11月14日までには一定の割合で増加したが、12月25日

に高温・長日条件に移した場合、新葉及び花房では増加が著しく、古葉及び根は減少して、2月23日には古葉は全て枯死し、根は12月24日に比べ約1/2となった(第32図)。全葉面積は鉢上げ後から11月14日まで急増し、その後やや減少したが、新葉の展開に伴って再び急増した(第33図)。光合成量も鉢上げ後から増加したが、葉面積が最大になる手前の10月5日に最大になり、その後漸減して高温・長日条件に移した後再び増加した(第34図)。10月5日はイチゴの休眠導入期であったが、休眠期の光合成量の低下は、(1)株がロゼット化することによって葉の相互遮蔽が増加した

(31)、(2)葉が老化した、(3)光合成産物の転流が抑制される結果、ソース葉に光合成産物の過剰な蓄積が生じた(38)等の理由によるものと考えられた。しかし、この時点で展開していた葉は高温・長日条件に移してから急速に枯死脱落したことから、休眠期以前に展開した葉は開花期以降の光合成にはほとんど寄与していないことが明かとなった。取り込まれた全 ^{14}C 光合成産物の、12月25日もしくは2月24日まで呼吸によって失われた割合は、10月5日施与区を境にその前後で異なった傾向を示し、10月5日以前の施与区では呼吸量の割合が約70%と高く、 ^{14}C の回収率は枯死部が多かったのに対し、11月14日以降の施与区では、呼吸量の割合が約40%に低下し、回収部位は花房や新葉で高かった(第6表)。一般に呼吸による光合成産物の消失は施与時期の温度が高いほど大きく(150)、施与した ^{14}C は施与後48時間以降に呼吸によって更に失われることはほとんどない(128)ことから、栄養生長期における施与直後の高温が高い呼吸消失率を維持しているものと考えられた。また、施与時期が早いものほど枯死葉からの回収率が高かったことから、高温期に葉に蓄積された光合成産物は、大部分がその後の新葉の生長に伴う古葉の枯死脱落によって失われることが明かとなった。しかし、根では葉ほどはっきりした傾向は認められなかった。これは根と葉の寿命の違いによるものと考えられたが、詳細は明らかではなかった。

7月1日から2月23日までの間に作られた全光合成産物は146gで、このうち60%に相当する107gが12月24日以前に作られたが、この間の呼吸量、枯死量は全呼吸量、全枯死量の80%以上になった。また、枯死部分を除く植物体中でも、根、クラウンでは全回収量の80%以上になったが、逆に新葉や花房では80%以上が12月25日以降に作られたものであった。Morgan and Austin (69)はコムギで、開花前の光合成産物のうち穂に移行する量は14%程度であり、これは最終収量の7%に相当すると報告しているが、促成栽培のイチゴでは休眠導入期以前に作られた光合成産物は花房や新葉の発育にはほとんど貢献せず、主として休眠導入期以降に作られた光合成産物が用いられるものの、休眠導入期から休眠覚醒期の間に作られた光合成産物が第2花房着色期の全量に対する寄与率は20%程度であると考えられた。

12月24日までに作られた全光合成産物について、12月24日における光合成産物の回収量と12月25日における回収量の差を第7表から計算して第8表に示した。

12月24日の時点で植物体から回収された全光合成産物のうち、根、クラウン及び古葉の合計はマイナスの値となってそれぞれの器官がソースとして、また、新葉及び花房ではプラスの値となってシンクとして働いたことを示した。

シンク各部位における全蓄積量の増加分3.97gは、12月25日の時点における植物体の全回収量32.03g（第7表）の12%に相当し、部位別でみると、12月24日における花房及び新葉の全収量のうち、それぞれ17%が再転流によるものであることが明かとなった。

栄養器官に蓄積された光合成産物が花房の発育期に再転流することは他の植物でもみられるが(36, 38, 42, 86, 93, 97, 119, 127)，イチゴでは休眠後に高温・長日条件に移すことによって花房の発育とともに新葉が急速に展開するため、この両者が再転流のシンクとして競合することが特徴であった。

なお、第32図で測定した乾物重は ^{14}C の分配パターンとIRGAによる光合成量より測定した値の2/3程度であったが、これはみかけの光合成量が日の出から日没まで最適条件下で行なわれたと仮定したことによる違いと考えられた。したがって、実際栽培では冬季の天候不良や促成栽培の際の遮光処理によって再転流に用いられる蓄積光合成産物の量が減少し、花房の発育に対する蓄積光合成産物の寄与率は更に低下することも考えられた。また、花房から回収された全光合成産物のうち、高温・長日条件に移す前に作られた光合成産物は20%程度であり、このうち休眠導入期以前の光合成産物は花房の発育にはほとんど用いられなかったことを考えると、花房の発育は新葉の光合成量によってほぼ決定され、特に収穫期以前の1ヶ月間が重要であることを明かとなった。また、この結果、果実の生産量が高温・長日条件に移した後に展開する新葉の葉数を制限するほど抑制される(31)ことを裏付けるものであった。

なお、枯死脱落した器官、特に根は土中で早期に微生物によって分解され、あるいは取り込まれた光合成産物の一部は有機物の形で根から失われる(83, 84, 85)ことを考えると、実際には再転流による依存度はもっと低い可能性もある。また、休眠後急激な加温をさけ、半促成もしくは露地の条件で徐々に加温していった場合には、加温する前に展開していた葉の寿命は本実験の結果より更に長くなることが予想され、この場合には花房の発育に果たす古葉の寄与率も上昇することが考えられるが、作型を異にした条件下での果実収量に対する時期別の全光合成産物の寄与率については明らかではないため、今後はこれらの点についても検討する必要がある。

Table 8. Retranslocation of ^{14}C -photoassimilates accumulated in each plant part during vegetative and dormant periods to the other plant parts at the coloring stage.

$^{14}\text{CO}_2$ feeding date	1 Jul-5 Oct	6 Oct-24 Dec	Total
Fresh parts			
Roots	$^z - 2.11^Y$	$^z - 4.51^Y$	$^z - 6.62^Y$
Crown	- 0.67	- 0.45	- 1.12
Old leaves	- 2.63	- 12.00	- 14.63
New leaves	$^x + 0.62$	$^x + 1.87$	$^x + 2.49$
Clusters	+ 0.08	+ 1.40	+ 1.48
Total	- 4.71	- 13.69	- 18.40
Dead parts			
Roots	+ 0.81	+ 0.88	+ 1.69
Leaves	+ 2.03	+ 10.40	+ 12.43
Removed runners	+ 0.07	0.00	+ 0.07
Total	+ 2.91	+ 11.28	+ 14.19
Respiratory loss	+ 1.81	+ 2.40	+ 4.21

z and x - mean import and export respectively.

Y Values show g CH_2O .

第 4 節

摘 要

花房の發育に伴う蓄積光合成産物の再転流について明らかにした。

(1) 休眠期に一時的に根に蓄積された光合成産物は、その後高温・長日条件に移すことによって、地上部、特に新葉及び花房へ再転流されるが、その際休眠の打破が不十分な場合には再転流の割合も低下した。

(2) 休眠期に根に蓄積された光合成産物は、休眠導入期の10月14日施与区では、施与1日後で残さへの分配率が高く、その後も引き続き高まったのに対し、自発休眠後期の11月24日施与区では、施与1日後ではエタノール可溶性画分への分配率が高く、その後急速に低下して、残さへのそれが高くなった。

(3) 栄養生長期から花房の發育期にかけての乾物重の増加は、7月1日から11月14日及び高温・長日に移した12月24日から2月23日にかけて著しく、全葉面積も乾物重の推移に比例した。しかし、光合成量は7月1日から10月5日までほぼ直線的に増加し、その後12月24日まで徐々に低下した後再び増加に転じ、2月23日で最も多かった。期間中作られた全光合成産物の量は146gで、このうち70%が12月24日以前に作られた。また全光合成量のうち呼吸によって失われる量は約60%であった。

(4) 花房に蓄積された全光合成産物のうち、高温・長日処理開始以前に作られた光合成産物は、全体の約20%であった。また、蓄積した光合成産物の再転流には根、クラウンがソースとして、花房、新葉がシンクとして働いた。この際再転流による寄与率は、花房、新葉の全重量のそれぞれ17%であった。

第 5 章

花房の発育期における ^{14}C 光合成産物の転流・分配

目 的

イチゴは休眠終了後、長日・高温条件下で新葉が急速に伸張、拡大し、同時に既に分化している花房が発育して開花、結実する。一般に花房は高いシンク活性を有する (19, 67, 130) が、花房と展開中の葉との間には光合成産物の競合が生じることも考えられる (46)。また穴戸ら (106) によれば、キュウリの花は開花期前後、一時的にシンク活性が低下し、受精の刺激によって再び高まるという。そこで本章では、花房の発育が光合成産物の転流・分配に及ぼす影響を ^{14}C をトレーサーとして明かにしようとした。

第 4 章に共通の材料及び方法

1 処理 3 個体を供試し、生育ステージによって‘花’が‘果実’の意味も含む場合はすべて‘花’で統一し、‘花房’，‘花梗’，‘花托’についても同様に扱った。また、一つの花房内の花の名称は、第 1 次枝梗花 (Primary flower) を第 1 花、第 2 次枝梗花 (Secondary flowers) を第 2 花、第 3 次枝梗花 (Tertiary flowers) を第 3 花と略記した。

第 1 節

^{14}C 光合成産物の転流・分配パターンの経時的変化

材料及び方法

1982年9月1日、子株を鉢上げし、厚さ0.1mmのビニールトンネル内で栽培した。1983年6月7日、第1果房・第2果まで着色した個体を選んで、最大葉1枚と第1果房・第3果まで計7果を残して全葉、全花房を摘除し、 $6\mu\text{Ci}$ の $^{14}\text{CO}_2$ を16時から30分間施与した。施与終了後17℃暗黒下にそれぞれ、0.5, 1, 1.5, 2, 3.5, 6, 16及び24時間保った後に解体・乾燥し、各部位の ^{14}C 放射能を測定した。

結 果

全転流率は施与6時間後で38%が転流し、その後は緩やかに高まって、施与24時間後では約50%になった。

分配パターンをみると、果実への分配率が施与0.5時間後で38%と高く、その後も急速に高まって、施与6時間後に88%になったが、以後大きな変化はなかった。根、クラウンへの分配率は、施与0.5時間後でそれぞれ29, 13%とやや高かったが、その後低下して、施与6時間以降には共に約5%になった。花梗への分配率は施与1.5時間後に一時的に34%まで高まった後低下して、施与6時間以降では4%以下になった(第35図)。

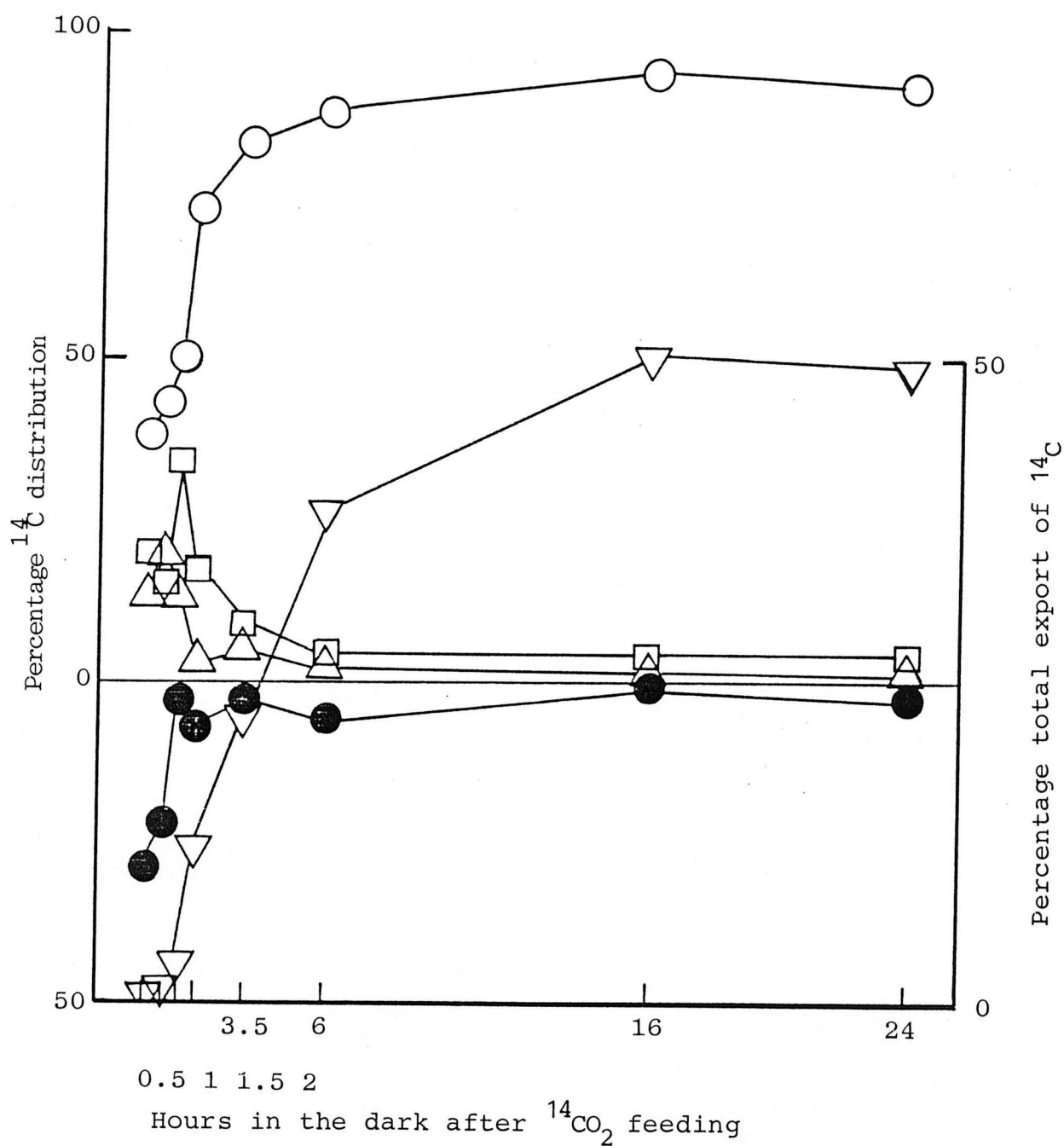


Fig. 35. Changes with time in total export and distribution pattern of ^{14}C . The plant was supplied with $^{14}\text{CO}_2$ to its largest leaf retained alone and kept in the dark. Total export; ∇ , and distribution to roots; \bullet , crown; \triangle , fruit stalk; \square and fruits; \circ .

第 2 節

花房の発育に伴う ^{14}C 光合成産物の転流・分配 ($^{14}\text{CO}_2$ を最大葉に施与した場合)

材料及び方法

1981年7月30日, 子株を鉢上げし, 1982年4月25日(第1花房・第1花の開花期), 5月14日(同発育期), 6月1日(同50%の着色期)及び6月23日(同過熟期)の各時期に, それぞれ第1及び第2花房の第1花から第3花までの7花ずつ計14花を残して全花房を摘除した. 同日, $6\mu\text{Ci}$ の $^{14}\text{CO}_2$ を16時から60分間最大葉に施与し, 施与後17℃暗黒下に17時間保った後, 施与葉, 根, クラウン, 花梗, 花, ロゼット葉(第1花房・第1花の開花前に展開していた葉), 展開葉(第1花房・第1花の開花後に展開した葉)及び未展開葉の各部位に分け, 各部位の ^{14}C 放射能を測定した.

結 果

全転流率は, 4月25日施与区の20%から6月1日施与区の63%まで高まり, その後は低下して, 6月23日施与区では34%になった. 根への分配率は4月25日施与区の29%から6月1日施与区の3%まで低下し, その後は高まって6月23日施与区では21%になった. クラウン及び花梗への分配率は, 4月25日施与区の約10%から6月1日施与区のそれぞれ3%まで低下し, その後は高まって6月23日施与区ではクラウンで12%, 花梗で5%となった. ロゼット葉及び展開葉への分配率は, 4月25日施与区の約3%から6月1日施与区の0.5%まで低下し, ロゼット葉への分配率はその後も大きな変化はなかったのに対し, 展開葉へのそれは6月23日施与区で2.0%になった. 花房への分配率は, 5月14日までの施与区では15%以下であったが, 6月1日施与区では89%まで高まり, その後は低下して, 6月23日施与区では31%になった. 一方, 未展開葉への分配率は, 4月25日施与区の32%から5月14日施与区の57%まで高まったが, 6月1日施与区では1%まで急激に低下し, その後やや高まって6月23日施与区では9%になった(第36図).

RSSは, 5月14日施与区までは未展開葉及び花で共に高く, 6月1日施与区では未展開葉でやや低下し花で高まったが, 6月23日施与区では逆に花で低下して未展開葉で高まった(第9表).

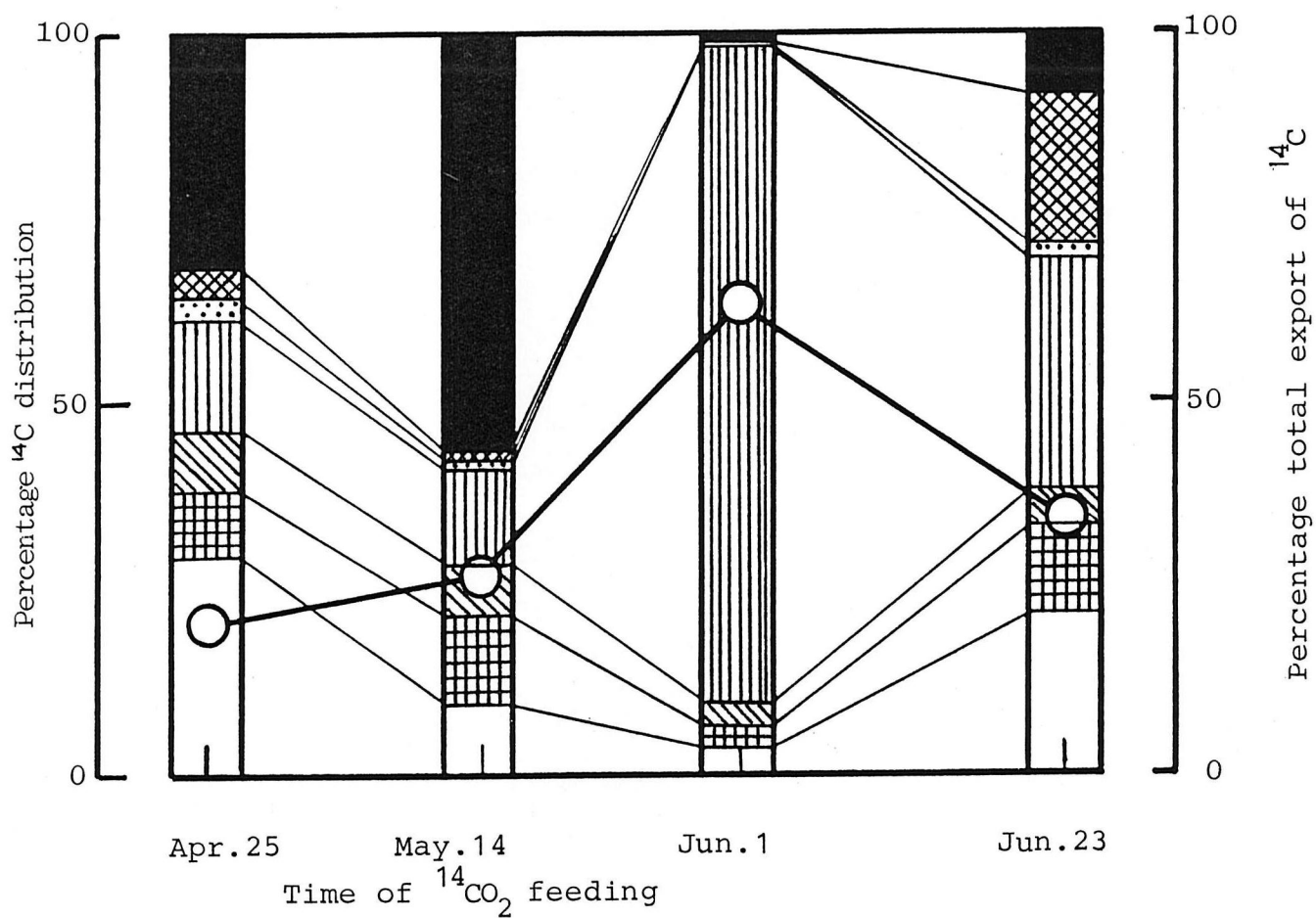


Fig. 36. Total export and distribution pattern of ^{14}C 17-h dark after the plant was supplied with $^{14}\text{CO}_2$ to its largest leaf at 4 times from April 25 to Jun. 23. Total export; ○—○ and distribution to roots; □, crown; ▤, flower stalks; ▨, flowers; ▤, rosette leaves; ▤, unfolded leaves; ▤ and new developing leaves; ▤.

Table 9. Changes with time in RSS values of each plant part.

¹⁴ C was fed on	Apr.25	May.14	Jun.1	Jun.23
Unfolding leaves	1161	1289	100	594
Unfolded leaves	62	7	2	68
Rosette leaves	15	9	4	34
Flowers	682	207	302	88
Stalks	312	122	57	111
Crown	89	69	57	200
Roots	52	22	14	120

第 3 節

花房の發育に伴う光合成産物の転流・分配 ($^{14}\text{C}\text{O}_2$ を全葉に施与した場合)

材料及び方法

1982年9月1日、子株を鉢上げし、1983年2月7日（強制休眠期）、3月8日（蕾期）、4月12日（第1花房・第1花の開花期）、5月8日（同發育期）及び6月8日（同着色期）の各時期に、それぞれ第1花房・第3花まで計7花を残して全花房を摘除し、16時から60分間、 $6\mu\text{Ci}$ の $^{14}\text{C}\text{O}_2$ を全葉に施与した。施与後17℃暗黒下に17時間保った後、施与葉、花、花梗、クラウン、及び根の各部位に分け、第1花については更に、がく、花弁、雄ずい、花托及び種子の各部位に分け、それぞれの ^{14}C 放射能を測定した。

結 果

施与17時間後の全転流率は4月12日までの施与区では約20%であったが、5月8日施与区では38%、6月8日施与区では52%に高まった。根への分配率は、2月7日施与区の43%から4月12日施与区の26%まで徐々に低下し、その後の施与区では急速に低下して6月8日施与区では2%になった。クラウンへの分配率は、4月12日までの施与区では約30%であったが、その後低下して、6月8日施与区では5%になった。花梗への分配率は、4月12日までの施与区では約10%であったが、5月8日施与区では37%になり、その後は低下して、6月8日施与区では7%になった。花房への分配率は、2月7日施与区の18%から4月12日施与区の31%まで徐々に高まり、その後は急速に高まって、6月8日施与区では86%になった（第37図）。

第1花の乾物重は、2月7日の30mgから4月12日の160mgまで漸増し、その後は急増して、6月8日には1230mgになった。第1花内への分配パターンは、花托への分配率が2月7日施与区の6%から4月12日施与区の82%まで急速に高まり、5月8日施与区では一時的に低下して30%になったが、6月8日施与区では再び高まって89%になった。これとは反対に、がくへの分配率は、2月7日施与区の80%から5月8日施与区の2%まで低下し、その後も大きな変化はなかった。種子（そう果）への分配率は、5月8日施与区で68%と急速に高まったが、その後は低下して、6月8日施与区では9%になった。雄ずい及び花弁への分配率は、4月12日ま

での施与区で共に10%以下であり、4月12日以降の施与区では分配が認められなかった(第38図)。

RSSは2月7日施与区では花卉とがくで高く、その後の施与区では花托が高かったが、6月8日施与区では花托が低下し、種子のそれが高まった(第10表)。

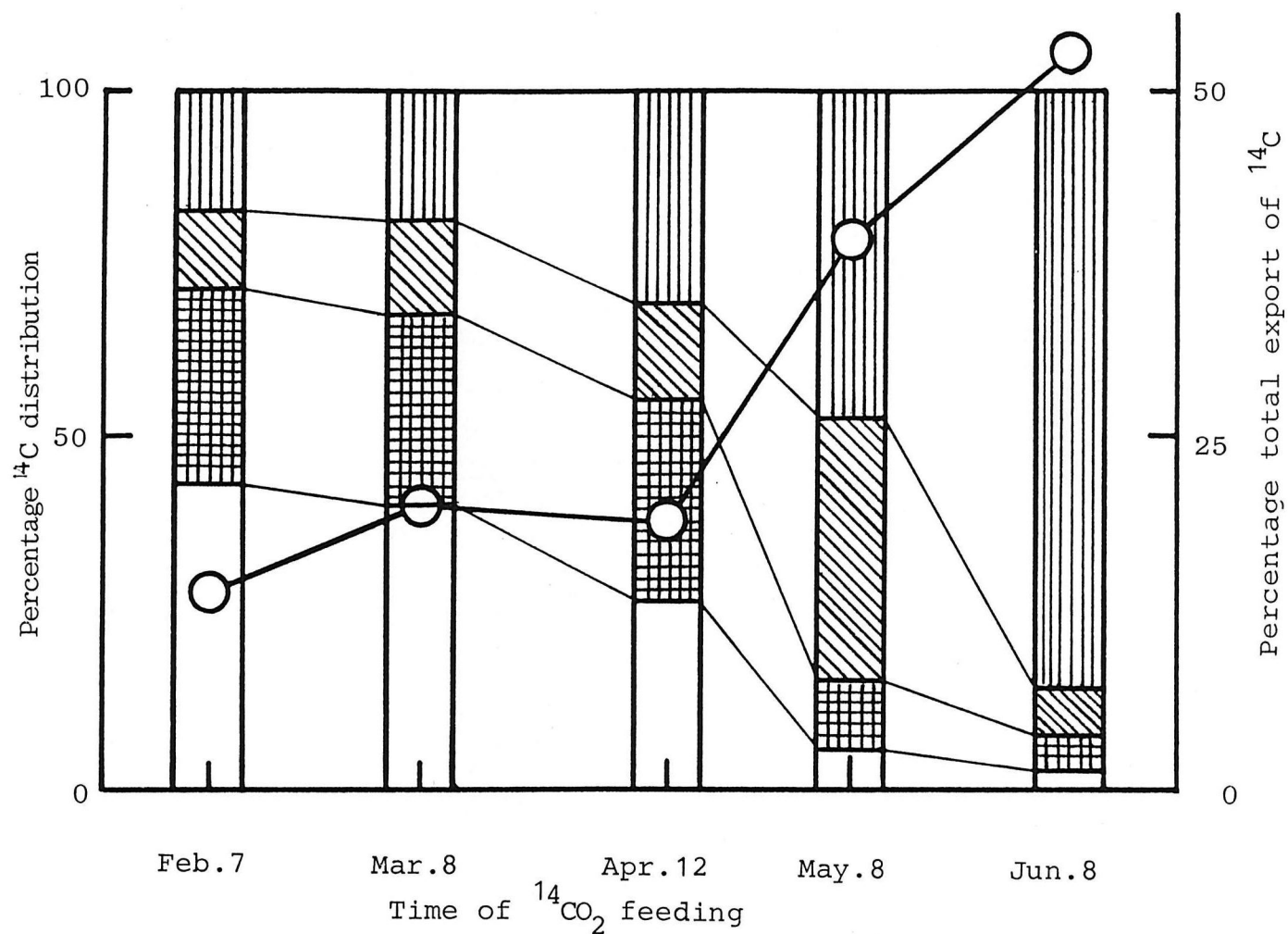


Fig. 37. Total export and distribution pattern of $^{14}\text{CO}_2$ 17-h dark after the plant was supplied with $^{14}\text{CO}_2$ to whole leaves 5 times from Feb. 7 to Jun. 8. Total export; \bigcirc and distribution to roots; \square , crown; grid , fruit stalk; diagonal lines and flowers; vertical lines .

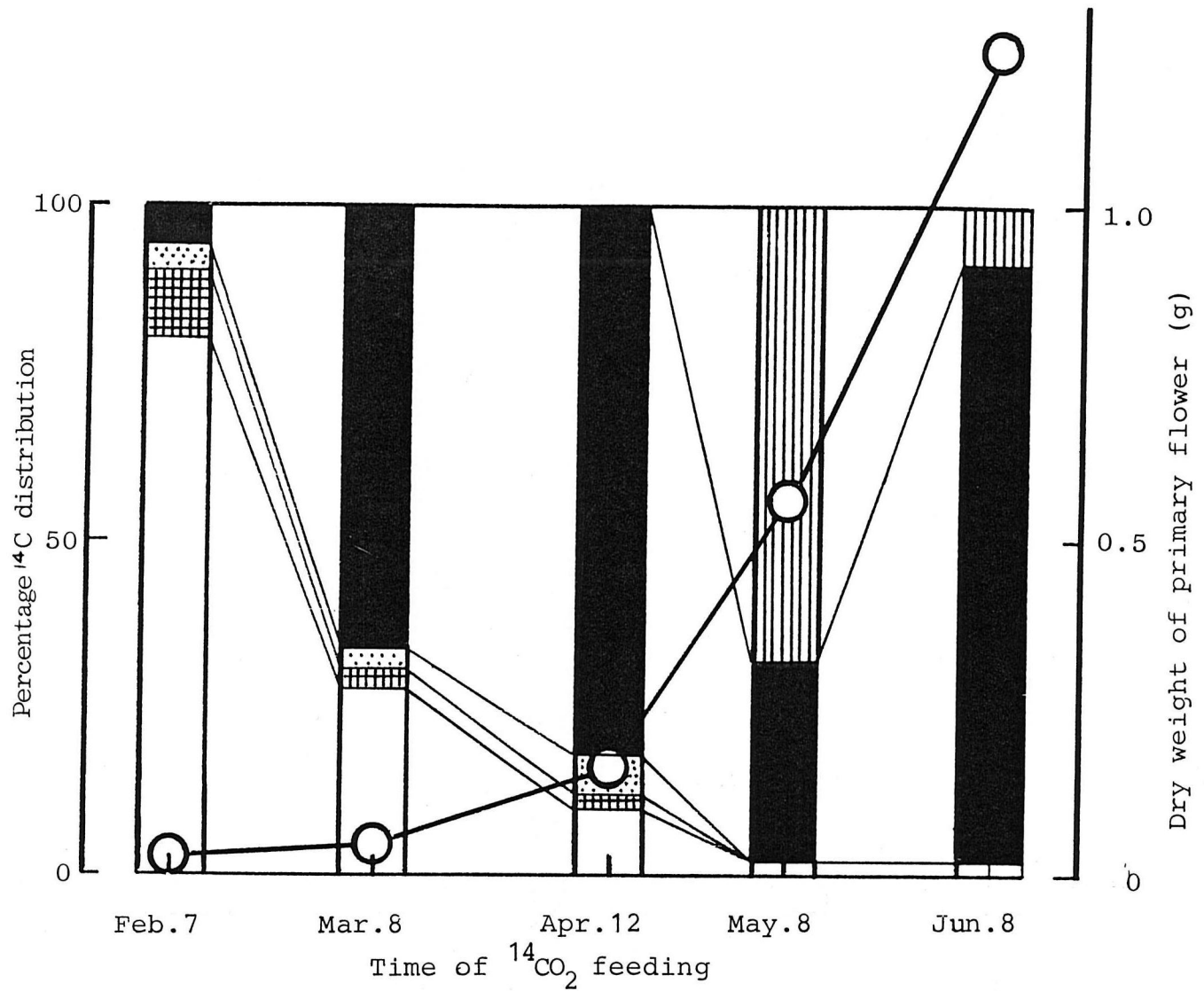


Fig. 38. Growth of the primary flower of the first inflorescence and distribution pattern of ^{14}C within the flower 17-h dark after the plant was supplied with $^{14}\text{CO}_2$ to whole leaves 5 times from Feb. 7 to Jun. 8. Dry weight of the primary flower ; \bigcirc and distribution to sepals; \square , petals; grid , stamens; dots seeds; vertical lines and receptacle; \blacksquare .

Table 10. Changes with time in RSS values of each plant part in
the primary flower of the primary cluster.

¹⁴ C was fed on	Feb.7	Mar.8	Apr.12	May.8	Jun.8
Receptacle	41	264	256	107	39
Achne	-	-	-	115	119
Stamen	60	43	71	-	-
Petal	200	40	40	-	-
Sepal	107	46	20	7	20

第 4 節

花房の發育に伴う花相互間の ^{14}C 光合成産物の分配

材料及び方法

1983年9月1日、子株を鉢上げし、1984年2月1日まで無加温のファイロンハウス内で栽培した。2月1日から22/17℃（明期/暗期）、14時間日長の空調ガラス室内に搬入し、搬入2日後の2月3日（蕾期）、9日後の2月10日（第1花房・第1花の開花期）、35日後の3月8日（同發育期）、49日後の3月22日（同着色期）及び58日後の3月31日（同過熟期）、それぞれ最大葉と第1花房・第3花まで計7花を残して全葉、全花房を摘除し、 $6\mu\text{Ci}$ の $^{14}\text{CO}_2$ を16時から30分間施与した。その後17℃暗黒下に17時間保った後、花のみを収穫して、各花の ^{14}C 放射能を測定した。

結 果

各花の乾物重（第2花は2花の合計で、第3花は4花の合計で示した。以下、分配率、RSSについても同様）は、いずれも、搬入2日後の50mgから35日後の250mgまでは徐々に、その後は急速に増加して、58日後では第1花で1360mg、第2、3花では共に約950mgになった（第39図-A）。

各花への分配率をみると、第1花と第3花との間で負の相関が大きく、第1花への分配率は、搬入2日後の33%から9日後の8%まで低下し、その後は高まって49日後には68%になったが、58日後では再び低下して38%になった。これとは反対に、第3花への分配率は、搬入2日後の28%から9日後の50%まで高まり、その後は低下して、49日後では3%になったが、58日後では再び高まって26%になった。第2花も第3花ほど顕著ではないものの、全ての施与区で第1花と負の相関がみられた（第39図-B）。

RSSも分配率同様第1花と第3花との間で負の相関が高く、第1花は搬入9日後で25と低く、49日後で142と高かったのに対し、第3花はそれぞれ147及び16であった。第2花も分配率同様第1花との間でやや弱い負の相関がみられた（第39図-C）。

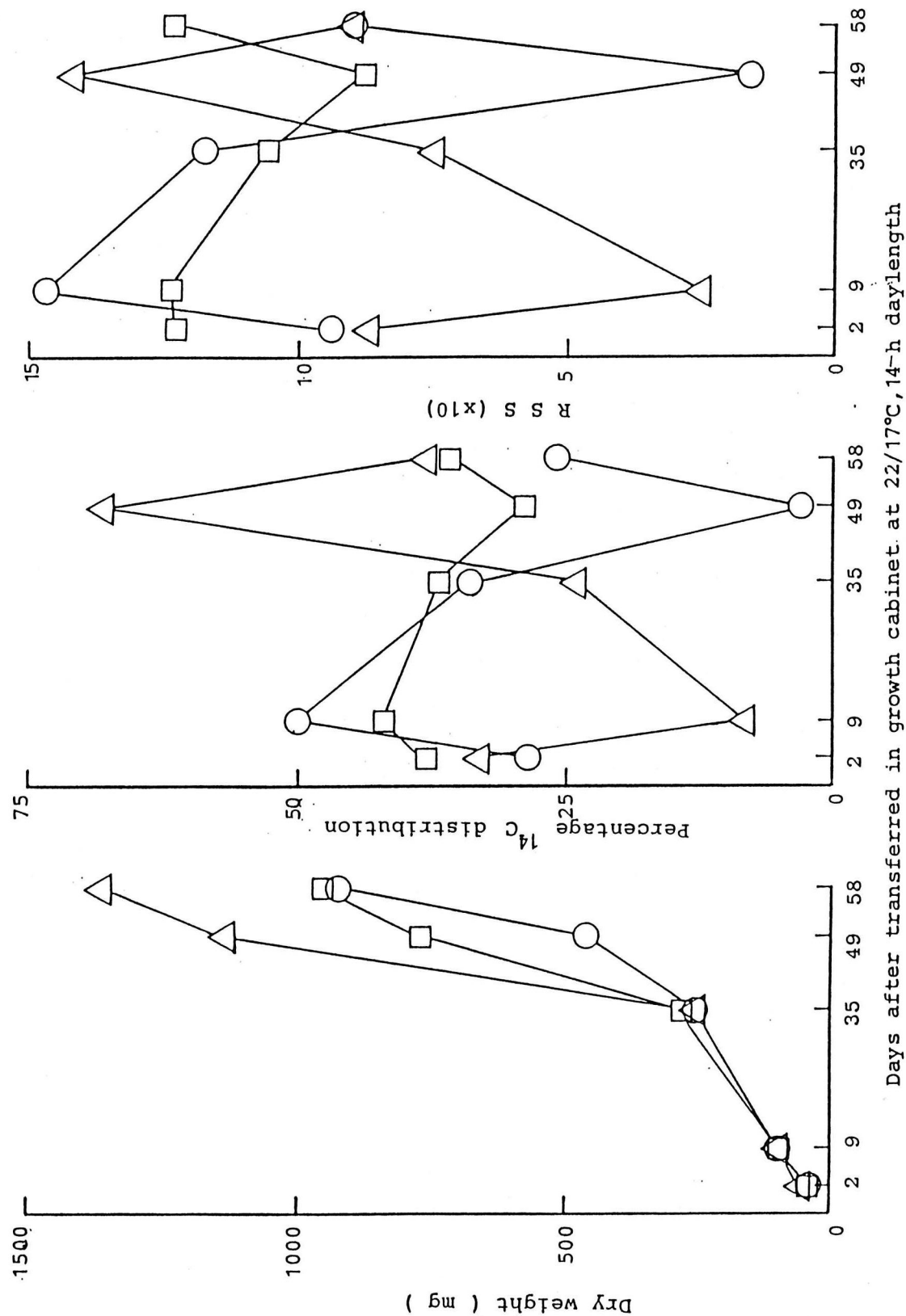


Fig. 39 . Growth of fruit on the first inflorescence (A), distribution pattern of ^{14}C among the fruit (B) and RSS values in individual fruit (C) 17-h dark after the plant was supplied with $^{14}\text{CO}_2$ to the largest leaf retained alone 5 times from Feb.3 to Mar.31. One (primary) flower on the 1st flower stalk; △, 2 (secondary) flowers on the 2nd flower stalk; □ and 4 (tertiary) flowers on the 3rd flower stalk; ○.

第 5 節

開花期前後における ^{14}C 光合成産物の花房への取り込み

材料及び方法

1984年8月15日、子株を鉢上げして露地で育て、1985年2月15日に27個体を選んで水耕（M式水耕：水槽の大きさ＝40×100×20cm）に移し、1985年4月8日まで無加温のガラス室内で水耕を続けた。更に、4月8日に24/20℃、14時間日長の空調ガラス室内に水槽ごと移し、4月24日まで16日間育てた。無加温ガラス室内に移した後は3月25日前後に新に1葉が展開し、4月8日には第2花房までが開花していた。4月8日から始めて2日おきに計9回、施与葉の先端小葉と第3花房・第1花のみを残して、生長点も含め全葉、全花房を摘除し、うち2個体については、先端小葉を20×20×2cmのアクリル製同化箱に入れ、毎分0.04 μCi の $^{14}\text{CO}_2$ を含む CO_2 濃度400ppmの空気0.6 l/minを16時から25分間、小葉に連続施与し、引き続き5分間 $^{14}\text{CO}_2$ を含まない空気を施与した。同化箱からの排気はIRGA（Shimazu URA-106）に通気して光合成速度を測定した後更に炭酸ガス吸収剤（カーボソルブ：エタノール＝3：7v/vを含む容量200mlの2本のトラップ）に通気し、施与した全 ^{14}C と炭酸ガス吸収剤に取り込まれた全 ^{14}C との差で施与時間内に取り込まれた $^{14}\text{CO}_2$ を表した。施与後20℃暗黒下に17時間保ち、施与葉、花、根（クラウンを含む）の各部位に解体・乾燥し、それぞれの ^{14}C 放射能を測定した。また残りの1個体は、花の乾物重測定に用いた。

結 果

休眠期を経た後に新に展開した最初の葉は、長日・高温条件下でも拡大が抑制され、展開後の葉面積は24 cm²、光合成速度は15.5 mg CO_2 / d m²・hで、共に10%程度の個体差であった。また、25分間の施与時間内に植物体に取り込まれた ^{14}C 全取り込み量は、 ^{14}C 全施与量1 μCi の約17%であり、個体差は15%で葉面積の個体差よりやや大きかった（第11表）。

長日・高温処理開始4日後に、第3花房・第1花が包葉の間から見え始め、12日後に開花した。また14日後には花卉が離脱し、16日後には果実の肥大を開始していた。

第1花の乾物重は、長日・高温条件に移した4月8日施与区の20mgから、12日

後の70mgまで増加し、12日から14日後にかけて一時増加が緩やかとなったが、その後は急増して、16日後には110mgになった(第40図-A) 花から回収された全¹⁴Cは、乾物重の増加とは反対に、長日・高温条件に移した4月8日施与区から第1花が包葉の間から見え始めた4日後の間で高かった。しかし、その後は減少して100%開花した12日後では200dpmと最低となり、その後は再び増加して、16日後には4500dpmと最低値の20倍以上になった(第40図-B)。花のSpecific activity (SA)は、4月18日施与区の250dpm/mg·dwから12日後の8dpm/mg·dwまで低下したが、その後は高まって、16日後では42dpm/mg·dwになった(第40図-C)。

Table 11. (A); Leaf area and photosynthetic rate of the terminal leaflet alone.
(B); ¹⁴C supplied to, incorporated by the leaflet for 25 min of feeding and respiratory loss of ¹⁴C in whole plant for 17-h dark after feeding.

(A)	Leaf area of fed lamina (cm ² ± S D)	24.37 ± 2.85	(100.00 ± 11.69)
	Photosynthetic rate (mg CO ₂ /dm ² h ± S D)	15.54 ± 1.58	(100.00 ± 10.14)
(B)	D P M ± S D (% ± S D)		
	Total supplied ¹⁴ C for 25 min.	2276247 ± 78518	(100.00 ± 3.45)
	Total incorporated ¹⁴ C for 25 min.	395205 ± 58884	(100.00 ± 14.90)
	¹⁴ C respiratory loss for 17 h	144105 ± 29564	(36.46 ± 7.48)

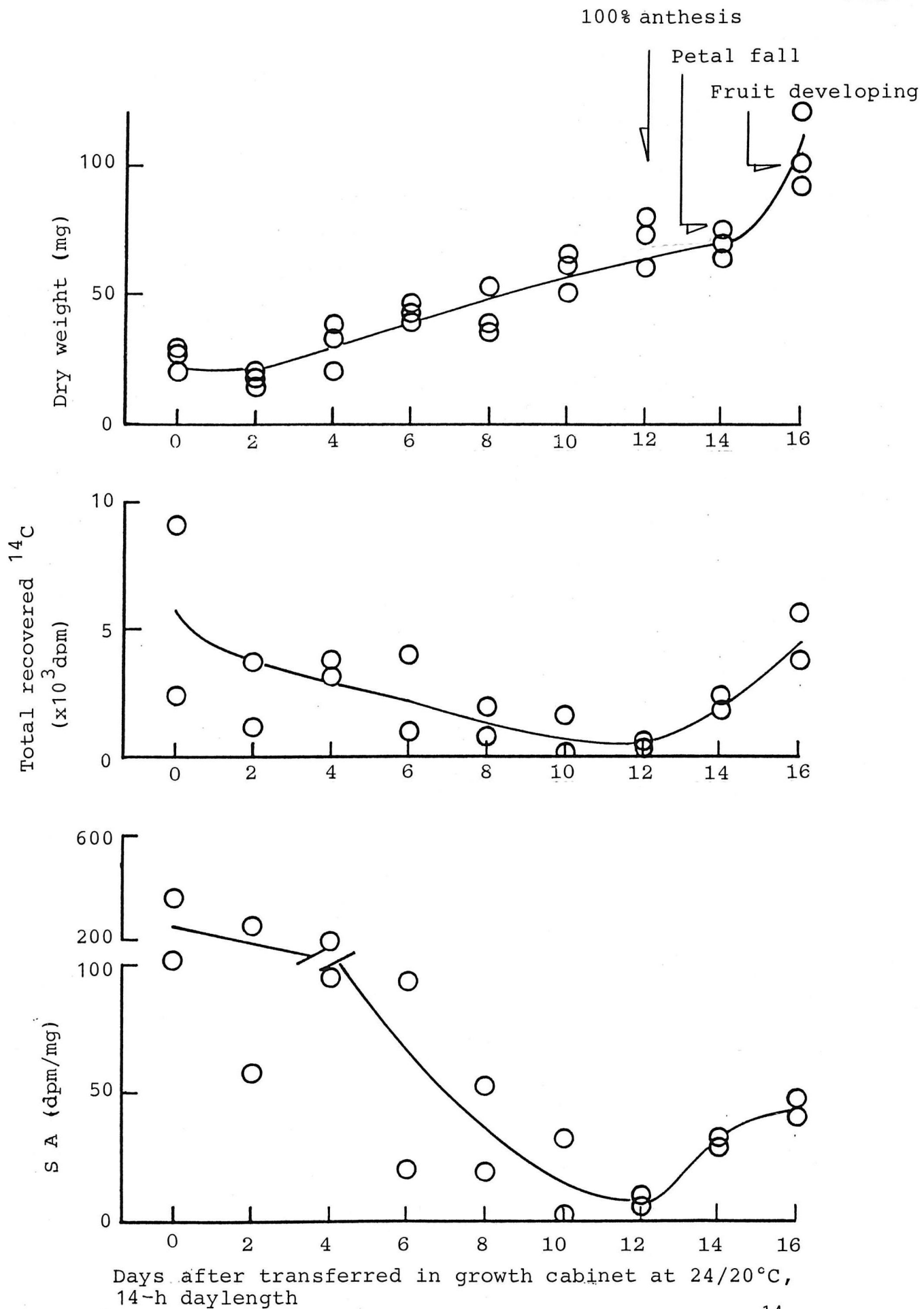


Fig.40. Changes with time in dry weight of the flower; (A) and in ^{14}C recovery in; (B) and sink activity of the flower 17-h dark after feeding. The plant was thinned leaving the largest leaf and the primary flower of the 3rd inflorescence and supplied with $^{14}\text{CO}_2$ every 2 days beginning on Apr. 8.

第 6 節

考 察

第1果房・第1果の着色期に、最大葉1枚と第1果房・第3果まで計7果を残して全葉、全花房を摘除し $^{14}\text{C}\text{O}_2$ を施与した場合、全転流率の時間的变化は、施与6時間後を境に、急緩2相が区別され、このときの分配率は施与6時間以降で果実へのそれが約90%になった。高橋、吉岡(130)はトマトで、転流率が施与後4時間を境に急緩2相が区別され、施与14時間後にほぼ一定になる一方、最終的に転流した光合成産物の80%以上が花房に分配されることを報告しているが、イチゴの転流率、分配率もトマトとほぼ同様の傾向がみられ、光合成産物は施与直後から急速に果実に蓄積され、最終的には約90%が分配されることが明かとなった(第36図)。

Ismail and Sagar(133)のソラマメでの実験では、さやの発育初期に $^{14}\text{C}\text{O}_2$ を施与した場合の転流率は30%以下で、転流した ^{14}C 光合成産物は主に根や未熟葉に分配されたが、さやの完熟期に施与した場合に転流率が最も高く、しかも転流した ^{14}C 光合成産物の80%がさやに分配されたのに対し、根へのそれは10%以下であった。イチゴの転流・分配パターンもソラマメとほぼ同様の傾向がみられ、花房の発育期から着色期の施与では、転流率が高まる一方、花房への分配率が高まり、逆に根へのそれは低下することが明かとなった(第36図)。また、5月14日までの施与区では未展開葉のRSSが花房のそれを上回ったのに対し、6月1日施与区ではこれが逆転して、花房が最も高いシンク活性を示した(第9表)。イチゴは果実の収穫期に一時的に新根の発生が困難となり(65)、着果過多の場合には株全体がわい化することがある(108)。したがって、本来未展開葉と花房は光合成産物の取り込みに対して最も強い競合関係にあるが、花房の着色期には花房のシンク容量が増大する結果、花房以外の各部位への光合成産物の転流が妨げられ、その結果新根の発生や新葉の拡大が抑制され、株はわい化するものと考えられた。また、時期別に全葉ないし最大葉に $^{14}\text{C}\text{O}_2$ を施与した場合、転流率及び分配率の経時的变化は両者でほぼ同様の傾向を示し、最大葉に施与した場合の転流・分配パターンは、全葉に施与した場合とほぼ同じ結果が得られることが明かとなった(第36, 37図)。

第1花房・第1花の乾物重は、果実の発育期から着色期にかけての増加が著しかった。一方、光合成産物の第1花での分配率をみると、(強制)休眠期にはがくへの、その後開花期にかけては花托への分配率が高かった。また果実発育期には一時種子への分配率が高まり、花托へのそれが低下したが、その後着色(成熟)期にかけて花托への分配率

が再び高まった。RSSは休眠期には花卉と次いでがくで、その後果実発育期にかけて花托で、また果実発育期から果実成熟期にかけて種子で高かった（第38図、第10表）。イチゴでは種子中のオーキシン（79）やサイトカイニン（5,48）が花托の肥大を促進するといわれるが、開花期にすでに花托への分配率が最も高かったことから、種子の形成に先んじて花托への分配を促す要因が存在するものと考えられた。

第1花房の第1花から第3花の間での光合成産物の分配率は、RSS同様第1花と第3花との間で負の相関が認められ、第2花との間でも弱い負の相関が認められた（第39図）。また、Janick（46）はイチゴ果実の種子数と光合成産物の取り込みとの間に相関があることをみているが、本実験で第1花と第3花とで競合関係が顕著であったことは、第1花のシンク容量が大きい場合には、発育の未熟な花ほど光合成産物の取り込みが抑制されるものと考えられた。

第3花房・第1花の乾物重は、開花2日前まで増加し、開花前後の2日間は増加の割合がやや緩やかとなり、その後急速に増加した。また、休眠終了後に無加温下で最初に展開した葉の葉面積、光合成量及び ^{14}C 全取り込み量は、いずれも長日・高温条件に移してから16日間の個体差が10-15%程度であり、しかも開花期には根の生長も比較的少ないと考えられる（65）ため、呼吸率に大きな変化がないと仮定すれば、この間に花から回収される ^{14}C 量の変化は、花のシンク容量の変化に起因するものであると考えられた（第11表）。花からの光合成産物の回収量は、開花期まではほぼ連続的に減少し、開花当日に最低値を示したが、その後増加した。この傾向はSAでも同様であった（第40図）ことから、開花期前後の花は光合成産物の取り込みに対する花相互の競合関係が存在しない場合でもシンク活性の一時的な低下が引き起こされることが明かとなった。したがって、第39図でみた第2花、第3花への光合成産物の分配率も、それらの開花期に施与した場合には、第1花と同様シンク活性の低下が起こるものと考えられた。また、穴戸ら（106）は、キュウリで、開花期には一時的に花のシンク活性が低下することをみているが、イチゴでも第1花の開花期にシンク活性が低下したことから、この現象は真果、偽果を問わず生じることが明かとなった。

以上の結果を総合して考えると、第39図で長日・高温条件に移してから9日目で見られた第1花への分配率、RSSの低下は、他の花との競合関係の有無にかかわらず、開花期前後に必ず生じる現象であるのに対し、移してから49日後にみられた第3花への分配率、RSSの低下は、第1花のシンク容量が相対的に増加したために生じたものであることが明かとなった。

第 7 節

摘 要

(1) 最大葉1枚を残して $^{14}\text{CO}_2$ を施与した場合の全転流率の時間的变化は、施与後6時間を境に急緩2相が認められた。また、部位別の分配率は、施与終了直後から果実に分配される割合が高く、施与6時間以降では約90%になった。

(2) $^{14}\text{CO}_2$ を最大葉に施与した場合の全転流率は、第1花房・第1花の開花期までの施与区では約20%であったが、その後の施与区では高まって着色期の施与では63%になり、その後は低下して、過熟期の施与区では34%になった。分配パターンは、開花期の施与では根に、また果実発育期の施与では未展開葉と花房への分配率が高く、両者の間には競合関係が認められた。しかし、果実着色期の施与では90%が花房に分配され、未展開葉や根へのそれが低下した。

(3) $^{14}\text{CO}_2$ を全葉に施与した場合は、 $^{14}\text{CO}_2$ を最大葉に施与した場合とほぼ同様の転流率・分配率を示し、株全体の光合成産物の転流・分配パターンは、最大葉に施与することによってほぼ代表できることが明かとなった。

(4) 花托への分配率は、種子が形成される以前の蕾期から開花期の間ですでに高く、種子への分配率は果実発育期に一時的に高まっただけであった。

(5) 花は、開花時に一時的にシンク活性が低下した。また、同一花房中の第1花から第3花の間での分配パターンは、第1花と第3花との間で明かな競合関係が、第1花と第2花との間でも弱い競合関係が認められた。

(6) 第3花房・第1花と施与葉1枚のみを残して $^{14}\text{CO}_2$ を施与した場合、第1花からの ^{14}C 回収量は、開花前12日目から施与時期が遅くなるにつれて減少し、開花当日に最低値を示したが、受精後に急速に増加した。また、この間のSAの変化も分配量と同様であったことから、開花期前後には一時的にシンク活性が低下することが明かとなった。

第 6 章

総 合 考 察

イチゴは秋季の低温・短日条件下で休眠に入る（10, 11, 12, 21, 22, 28, 45, 47, 55, 57, 90）。休眠期には株はわい化して地上部の生長はほぼ停止するが、葉は枯死せずに緑葉を残し光合成を行なっていると考えられる。また、根の生長は地上部の生長がほぼ停止した後も続き（65）、翌春の高温・長日条件下で花房が発育するにつれて減少する（65, 108）ことから、休眠期には根が光合成産物の一時的な貯蔵器官として働き、花房の発育に伴って地上部に再転流しているものと考えられる。しかし、イチゴの光合成及び光合成産物の転流・分配については報告が見られないことから、本実験では宮城県の主要品種の一つである‘ダナー’（ウイルス・フリー株）を供試し、 ^{14}C をトレーサーとしてイチゴの各生育時期における光合成及び光合成産物の転流・分配について検討した。

1 栄養生長期における光合成産物の転流・分配

基本的な光合成産物の転流・分配の特徴を調べるため、栄養生長期の株を供試した場合、 $^{14}\text{CO}_2$ 施与 16 時間後の転流率は、展開前の葉に施与したものでは低く、展開後少なくとも 20 日まで増加し、40 日で 45 % 前後に達した（第 1 図）。また、栄養生長期においては葉齢に伴う転流率の増大過程はシンクの大きさに影響されることはなかった（第 1, 4 図）が、果実発育期にはその値が高まることがみられた（第 36, 37 図）。また、葉相互への分配パターンには葉序（2/5）列と関連する偏りは認められず、上位葉ほど生長点部への分配が高かった（第 9 図）。

次に上位 7 葉では最上位の 1 枚を除いて光合成能力はほぼ等しかったが、立毛状態では下位 3 葉の相互遮へいが大きく、実際の光合成量は少なかった。その結果、光合成寄与率は上位 3 枚の展開葉で高かった（第 10 図）。また、下位葉からは地下部への分配率が、上位葉からは新展開葉への分配率が高かった（第 8 図）が、分配量についてみると、いずれの部位でも最大の寄与率を示した葉からのものが最も多かった（第 3 表）。

2 休眠期における株の形態的特徴

イチゴの休眠の有無、深浅は、株を高温・長日に移した後に発生する葉の葉柄の伸長あるいは葉面積の拡大によって判断される。調査の結果、休眠導入期は 9 月中旬、同最

深期は11月上旬，同覚醒期は12月中旬であり，イチゴ産地である本州中部に比べ仙台では約2週間早いものと認められた（第11図）。また，休眠導入期には全葉が一斉に休眠に入るのではなく，分化してくる葉の最下位のものから順次入ること，更に，休眠期の株は，長日・高温条件に移した場合，新葉の葉柄長の伸長や葉面積の拡大は抑制されたが，出葉間隔は影響を受けなかった（第12図）ことから，イチゴの休眠は量的形質には作用するが，質的形質には作用しないことが明かとなった。

3 栄養生長期から休眠期にかけての光合成産物の転流・分配

栄養生長期には，取り込まれた光合成産物のうち施与16時間後に50－60％が，また，休眠期には40％が呼吸によって失われた。光合成産物の転流率は，施与16時間後では栄養生長期で45％前後と高く，その後ほとんど変化しなかったが，休眠期では，施与16時間後の転流率は栄養生長期のその2／3程度にすぎなかったものの，その後も転流は続き，施与10日後では60％以上になった。転流した光合成産物は，栄養生長期には主として地上部に分配され，施与後の時間経過によっても一定であったが，休眠期には主として地下部に分配され，施与10日後もなお高まった（第16図）。

時期別の光合成量は，栄養生長期から休眠初期にかけてが多く，休眠期のそれは栄養生長期の1／3－1／4であった（第22図）。葉は休眠期にもかなり高い光合成能力を持つが，葉面積と相互遮へいとの関係で，実際の光合成量，全光合成量に対する個々の葉の寄与率は，生育時期によらず常に上位3枚の展開葉において高かった。相互遮へい率は生育時期によらず上位3枚の展開葉が低く下位3葉は高かったが，休眠導入期には若干低下した（第23図）。

更に，光合成量を加えてシュミレートした結果，休眠期の全光合産物の転流量は栄養生長期の約1／3，呼吸を除いた蓄積量でも1／2であった。また，休眠期には分配された光合成産物の1／2が根に蓄積されたが，時期別の蓄積量は花房を除くいずれの部位でも，栄養生長期から休眠初期にかけてが最も多かった（第25図）。更に，呼吸損失割合は，栄養生長期には各部位で大差はなかったが，休眠期には地下部で大きく低下した（第26図）。

4 栄養生長期から休眠期にかけての光合成産物の蓄積量とその形態

栄養生長期から休眠期にかけて，植物体各部位で全糖及びデンプンの蓄積が認められ，このうち糖の増加は非還元糖によるものであった（第14図）。また，根では12月下旬

以降デンプンがやや減少して糖が増加した（第15図）ことから、冬期にはデンプンが糖化して糖の蓄積が生じるものと考えられた。根に蓄積される糖の形態は、夏季にはフラクトース、グルコースであったが、休眠期にはフラクトース、グルコース、シュクロースにおいて認められ、休眠期における非還元糖の蓄積はシュクロースによるものであることが明かとなった（第17図）。 ^{14}C を施与した場合の根の光合成産物は、栄養生長期には残さへの取り込みが高く、転流物質へのそれは施与後の時間経過によって急速に低下したが、休眠期では転流物質への取り込みが高まり、施与後の時間経過によっても低下の割合が少なかった（第18図）ことから、根に転流した光合成産物は、主として栄養生長期には組織構成成分として、休眠期には転流物質として蓄積されることが明かとなった。また、転流物質に取り込まれた光合成産物のうち、シュクロースへの分配率は、いずれの施与時期でも施与16時間後で高く、その後は時間経過に伴って低下したことから、イチゴの主な転流物質はシュクロースであるものと考えられた（第20図）。

5 休眠期における光合成産物の果実の発育に伴う再転流

休眠期に一時的に蓄積された光合成産物は、地上部の生育に伴って再転流するが、その際、根、クラウンはソースとして働き、中でも根の働きが80%以上を占める一方、新葉、花房、ランナー、古葉はシンクとして働き、特に新葉、花房の間で明瞭な競合関係が認められた（第29図、第5表）。しかし、再転流に用いられる蓄積光合成産物の割合は休眠の深浅に左右され、休眠導入期にはエタノール可溶性画分に取り込まれる割合が低いために再転流に用いられる割合も低く、逆に自発休眠後期にはエタノール可溶性画分に取り込まれる割合が高いために、再転流に用いられる割合も高いことが明かとなった（第30図）。

6 栄養生長期から休眠期にかけての光合成産物の果実肥大初期における蓄積

子株を鉢上げした7月1日から果実肥大初期の2月23日までの間を、栄養生長期（7月1日－10月5日）、休眠期（10月6日－12月24日）、果実発育期（12月25日－2月23日）に分けると、2月23日の時点でそれぞれの期間の光合成産物（ CH_2O ）のうち呼吸で失われたものの割合は70%、40%、40%、また果実にみいだされたものの割合は0%、3－10%、15%であった（第6表）。この間の光合成量のうち、70%は休眠期までに作られたものであり、光合成量を加えてシュミレートした結果によると、果実初期肥大の CH_2O の約20%が休眠初期光合成産物によ

るものであった（第7表）。

7 花房の発育に伴う光合成産物の転流・分配

花房の発育に伴う光合成産物の転流率は，着色期のそれが約50%と最も高く，このうち90%が花房へ分配された（第35図）。この傾向は $^{14}\text{CO}_2$ を全葉に施与した場合も同様で，最大葉に施与した場合の転流・分配パターンは全葉に施与した場合のそれをほぼ代表し得ることが明かとなった（第37図）。同一花房の花相互間には，いずれのステージでも光合成産物の取り込みに対して競合関係が認められ，特に第1次枝梗花と第3次枝梗花との間で顕著であった（第39図）。また，花は開花前は ^{14}C の取り込み量，シンク活性ともに高いが，開花期には低下し，受精後再び高まったことから，イチゴの花は開花前後に一時的にシンク活性が低下する期間が認められた（第40図）。

謝 辞

本研究を行なうにあたり，終始御指導及び御校閲を与えられた堀裕教授，また実験，分析に際して種々の御助言を頂いた尾形亮補助教授，元村佳恵助手，農林水産省園芸試験場穴戸良洋主任研究員及び和田清俊助手らの諸先生に深く感謝の意を表します。また貴重な試料を頂いた宮城県原種苗センターの方々に厚く御礼申し上げます。

引用文献

- 1 Antoszewski, R. and U. Dzieciol. 1972. Translocation and accumulation of ^{14}C -photoassimilates in the strawberry plant. Hort. Res. 13:75-81.
- 2 青葉高・伊藤正. 1982. ニラの地下部発達におよぼす日長と温度の影響 (第3報) 休眠性を異にする品種の光合成と養分吸収. 園学要旨. 昭57春. 204-205.
- 3 Arney, S. E. 1955. Studies of growth and development in the genus *Fragaria*. 4. Winter growth. Ann. Bot. 19:265-276.
- 4 Arney, S. E. 1955. Studies of growth and development in the genus *Fragaria*. 5. Spring growth. Ann. Bot. 19:277-287.
- 5 Asahira, T. and Y. Kano. 1977. Shoot formation from cultured tissue of strawberry fruits. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 46:317-324.
- 6 浅井繁利・田中幸孝・孝夫宗明. 1967. イチゴ品種の地域適応性について. 園学要旨. 昭42.
- 7 Bailey, J. S. and A. W. Rossi. 1963. Response of Catskill strawberry plants to digging date and storage period. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 84:310-317.
- 8 Bailey, J. S. and A. W. Rossi. 1965. Effect of fall chilling, flowering of Catskill strawberry plants. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 87:245-253.
- 9 Bringhurst, R. S., V. Voth. and D. V. Hook. 1956. Relationship of root starch content and chilling history to California strawberries. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 16:373-381.
- 10 Darrow, G. M. and G. F. Waldow. 1933. Photoperiodism as a cause of the rest period in strawberries. Science. 77:353-354.
- // Darrow, G. M. 1937. Breaking of the rest period of the strawberry longdays and high temperatures. Science. 85:391-392.

- 12 Darrow, G. M. 1937. Interrelation of temperature and photoperiodism in the production of fruit-bud and runners in the strawberry. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 34: 360-363.
- 13 遠藤元庸・大川勝徳. 1974. イチゴの休眠現象に関する研究. 特に内生GA様物質および生長抑制物質について. 園学要旨. 昭49春. 206-207.
- 14 Flinn, A. M. and J. S. Pate. 1970. A quantitative study of carbon transfer from pod and subtending leaf to the ripening seeds of the field pea (Pisum arvense L.) J. Exp. Bot. 21:71-82.
- 15 Forney, C. F. and P. J. Breen. 1985. Collection and characterization of phloem exudate from strawberry pedicels. Hort Science. 20:413-414.
- 16 Geiger, D. R. 1966. Effect of sink region cooling on translocation of photosynthate. Plant Physiol. 41:1667-1672.
- 17 Goldschmidt, E. E. and N. Kedar. 1977. Involvement of endogenous gibberellins in the chilling requirements of strawberry (Fragaria ananassa Duch). Ann. Bot. 41:927-936.
- 18 Goodson, J. K., J. G. Manners. and A. Myers. 1964. The distribution pattern of Carbon assimilated by the third leaf of wheat. J. Exp. Bot. 15:96-103.
- 19 Gordon, A. J., G. J. A. Ryle. and C. E. Powell. 1977. The strategy of carbon utilization in unculm barley. J. Exp. Bot. 28:1258-1269.
- 20 Gordon, A. J., G. J. A. Ryle., C. E. Powell. and D. Mitchell. 1980. Export, mobilization, and respiration of assimilates in unculm barley during light and darkness.
- 21 Guttridge, C. G. 1966. The effect of win-

- ter chilling on the subsequent growth and development of cultivated strawberry plant. *Physiol Plant*. 19:397-402.
- 22 Guttridge, C. G. and D. T. Mason. 1970. Interaction of photoperiod, chilling and exogenous gibberellic acid on growth of strawberry petioles. *Ann. Bot.* 34:349-364.
 - 23 Guy, C. L., G. Yelenosky. and H. C. Sweet. 1981. Distribution of C photosynthetic assimilates in "Valencia" orange seedlings at 10°C and 25°C. *J Amer. Soc. Hort. Sci.* 106:433-437.
 - 24 Hansen, P. 1967.¹⁴C-studies on apple trees. I. The effect of the fruit on the translocation and distribution of photosynthates. *Physiol Plant*. 20:382-391.
 - 25 Hansen, P. 1969.¹⁴C-studies on apple trees. IV. Photosynthate consumption in fruits in relation to the leaf-fruit ratio and to the leaf fruit position. *Physiol Plant*. 22:186-198.
 - 26 Hansen, P. 1970.¹⁴C-studies on apple trees. V. Translocation of labelled compounds from leaves to fruit and their conversion within the fruit. *Physiol Plant*. 23:564-573.
 - 27 Hansen, P. 1971.¹⁴C-studies on apple trees. VII. The early seasonal growth in leaves flowers and shoots as dependent upon current photosynthates and existing reserves. *Physiol Plant*. 25:469-473.
 - 28 Hartmann, H. T. 1947. Some effects of temperature and photoperiod on flower formation and runner production in the strawberry. *Plant. Physiol.* 22:407-420.
 - 29 Hartt, C. E. 1965. The effect of temperature upon translocation of ¹⁴C in sugarcane. *Plant Physiol.* 40:74-81.
 - 30 ¹⁴Ho, L. C. and A. J. Peel. 1969. Transport of C-labelled assimilates and P-labelled

phosphate in Salix viminalis in relation to phyllotaxis and leaf age. Ann Bot. 33:743-751.

- 31 本多藤雄. 1977. イチゴの栽培新技術. 誠文堂新光社.
- 32 本多藤雄. 1979. これからのイチゴ栽培. 家の光協会.
- 33 Hopkinson, J. M. 1964. Studies on the expansion of the leaf surface IV The carbon and phosphorus economy of a leaf. J Exp. Bot. 15:125-137.
- 34 堀裕・巽穰. 1970. トマト及びキュウリ苗の発育段階と葉位別同化量に関する試験. 昭44年園試年報. 68-70.
- 35 Hori, Y. and Y. shishido. 1977. Studies on translocation and distribution of photosynthetic assimilates in tomato plants. I. Effects of feeding time and night temperature on the translocation of ^{14}C -assimilates. Tohoku J. Agr. Res. 28:26-40.
- 36 Hori, Y. and Y. Shishido. 1980. Studies on translocation and distribution of photosynthetic assimilates in tomato plants. IV. Retranslocation of ^{14}C -assimilates once translocated into the roots. Tohoku J. Agr. Res. 31:131-139.
- 37 堀内昭作・中川昌一・加藤彰宏. 1981. ブドウ芽の休眠の一般的特徴. 園学雑. 50:176-184.
- 38 北条良夫. 1971. 光合成産物の転流. 日作記. 40:549-565.
- 39 稲山光男・村上高. 1973. キュウリの光合成産物の動態に及ぼす温度の影響 (第1報). 種々の気温で育苗した苗の $^{14}\text{CO}_2$ とりこみと光合成産物の配分. 園学雑. 42:27-34.
- 40 伊藤秀夫 1965. イチゴの花芽形成から成熟まで. イチゴ栽培の新技術. 誠文堂新光社.
- 41 Ito, H. and T. Saito. 1962. Studies on the flower formation in the strawberry plants. 1. Tohoku J. Agr. Res. 13:191-203.
- 42 居城幸夫・堀裕. 1983. グラジオラス及びオキザリスのけん引根に貯蔵された光合成産物の子球への再転流について. 園学雑. 52:56-64.

- 43 Jackson, W. A. and R. J. Volk. 1970. Photo-respiration. *Ann Rev. Plant Physiol.* 21: 385-432.
- 44 Jahn, O. L. and M. N. Dana. 1965. Fruiting and growth of the strawberry plant. *Amer. Soc. Hort. Sci.* 88: 352-359.
- 45 Jahn, O. L. and M. N. Dana. 1966. dormancy and growth of the strawberry plant. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 89: 322-330.
- 46 Janick, J. and D. A. Eggert. 1968. Factors affecting fruit size in the strawberry. *Amer. Soc. Hort. Sci.* 93: 311-316.
- 47 Jonkers, H. 1965. On the flower formation, the dormancy and the early forcing of strawberries. *Meded. Landbauwhogeschool Wageningen, Netherland.* p. 1-65.
- 48 Kano, Y. and T. Asahira. 1979. Effect of endogenous cytokinins in strawberry fruits on their maturing. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 47: 463-472.
- 49 加藤昭・川星宏. 1966. 半促成イチゴのロゼット発育に関する日長・冷蔵処理の影響. *農業技術.* 2: 127-129.
- 50 川田訓平・織田弥三郎. 1977. 堀田ワンダーの光合成特性と石垣イチゴハウスの環境(第2報) 光合成と葉令、葉位、ならびに環境要因との関係について. *園学要旨.* 昭52春. 232-233.
- 51 木村雅行・久富時男・藤本幸平. 1968. イチゴのわい化減少に関する研究(第1報) わい化突入に及ぼす日長ならびにCCC (2-chloroethyltri-methylammonium chloride) の影響について. *奈良農試報* 2: 17-23.
- 52 木村雅行・藤本幸平. 1970. イチゴのわい化現象に関する研究(第3報) 異なる日長、夜温、補光量ならびにジベレリンが生育に及ぼす影響について. *園学要旨.* 昭45春.
- 53 小林尚武・柴田進・浜田国彦. 1969. イチゴのわい化減少防止に関する研究(第1報) 日長、温度、摘果(花) およびジベレリンがわい化減少に及ぼす影響. *兵庫農試報.* 17: 89-92.
- 54 Kuo, C. G., M. C. H. Jung, and S. C. S. Tsou. 1978. Translocation of ^{14}C -photosynthates in mung bean during the reproductive period. *HortScience.* 13: 580-581.

- 55 李 炳熙・杉山直儀・高橋和彦. 1968. イチゴの休眠に関する研究 (第1報) 保温開始期がイチゴの発育におよぼす影響の品種間差異. 園学雑. 37:35-40.
- 56 李 炳熙・杉山直儀・高橋和彦. 1970. イチゴの休眠に関する研究 (第2報) 保温開始期と日長がダナーの生長. 開花. 結実に及ぼす影響. 園学雑. 39:232-238.
- 57 李 炳熙. 1970. イチゴの休眠. 植物の化学調節. 5:51-58.
- 58 Lee, B. and T. Sugiyama. 1971. Effect of gibberellin on the growth of strawberry plants transferred at various times from field cultivation to the growth chamber. Jour. Kor. Soc. Hort. Sci. 10:59-65.
- 59 Lee, B. and T. Sugiyama. 1972. Effect of long day, gibberellin and CCC on the growth and flowering of "Donner" strawberry plants which finished dormancy period. Jour. Kor. Soc. Hort. Sci. 11:9-13.
- 60 Lenz, von F. und H. J. Daunichit. 1975. Photosynthese bei Erdbeeren. Erwerbsobstbau. 17:148-152.
- 61 Leonard, M., J. M. Kinet., M. Bodson. and G. Bernier. 1983. Enhanced inflorescence development in tomato by growth substance treatments in relation to ^{14}C -assimilate distribution. Physiol Plant. 57:85-89.
- 62 Mann, C. E. T. and E. Ball. 1926. Studies in the root and shoot growth of the strawberries. J. Pom. Hort. Sci. 5:149-169.
- 63 Marini, R. P. 1977. Susceptibility of crown tissues of "Catskill" strawberry plants of low-temperature injury. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 102:515-516.
- 64 Marini, R. P. 1979. Influence of low temperature during dormancy on growth development of "Satskill" strawberry plants. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 104:159-162.
- 65 峰岸正好・泰松恒男・木村雅行. 1982. イチゴ宝交早生の促成栽培における根の生育と果実生産について. 奈良農試報. 13:21-30.

- 66 水村裕恒. 1970. 第2回全国イチゴ会議課題別とりまとめ資料. 1-15.
- 67 Mooby, J. 1981. Transport system in plants. Longman group Ltd. p33-75.
- 68 Mor, Y. and A. Halevy. 1979. Translocation of ^{14}C -assimilates in roses. *Physiol Plant*. 45:177-182.
- 69 Morgan, C. L. and R. B. Austin. 1983. Respiratory loss of recently assimilated carbon in wheat. *Ann Bot*. 51:85-95.
- 70 長尾昌之・岡上伸雄・江刺洋司. 1970. シュウカイドウ地上塊茎の休眠. 植物の化学調節. 5:91-103.
- 71 新美芳二・野本和男・瀬古龍男. 1977. 冬期間の白寒冷しゃの被覆処理がイチゴ“ダナー”の株の生長と収量に及ぼす影響. 園学雑. 46:219-224.
- 72 西沢隆・堀裕. 1982. イチゴの休眠に関する研究. 東北大学農学研究科修士論文.
- 73 西沢隆・堀裕. 1982. イチゴの發育に伴う ^{14}C 光合成産物の転流に関する研究 (第1報) 休眠期及び果実肥大期における ^{14}C 光合成産物の転流. 園学要旨. 昭57秋. 216-217.
- 74 西沢隆・堀裕. 1984. イチゴ果実の發育に伴う ^{14}C 光合成産物の転流. 園学要旨. 昭59春. 250-251.
- 75 西沢隆・堀裕. 1984. イチゴの光合成産物の転流分配に及ぼす側枝葉の影響. 昭59年園芸学会東北支部会発表要旨. 31-32.
- 76 西沢隆・堀裕. 1984. イチゴの發育に伴う ^{14}C 光合成産物の再転流について. 園学要旨. 昭59秋. 192-193.
- 77 西沢隆・堀裕. 1985. $^{14}\text{CO}_2$ の Steady state feeding によるイチゴの光合成産物の転流・分配に関する研究. 園学要旨. 昭60春. 192-193.
- 78 Nishizawa, T. and Y. Hori. 1985. Translocation of ^{14}C -assimilates from leaves of strawberry plants in vegetative stage as affected by leaf age and leaf position. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 53: (In press).
467-476
- 79 Nitch, J. P. 1950. Growth and morphogenesis of the strawberry as related to auxin. *Amer. J. Bot.* 37:211-215.
- 80 織田弥三郎・川田訓平. 1974. イチゴ品種の光合成特性について (第1報) 光、

温度-光合成曲線ならびに葉の形態。園学要旨。昭49秋。174-175。

- 81 織田弥三郎・阪本千明。1974。イチゴの光合成・蒸散に関する研究（第1報）促成型長期栽培における”宝交早生”の光合成及び蒸散の特性について。園学要旨。昭49春。216-217。
- 82 織田弥三郎・国分みどり。1978。イチゴの光合成・蒸散に関する研究（第6報）温度環境が”宝交早生”および”ダナー”の光合成能力ならびに光合成器官の変化におよぼす影響。園学要旨。昭53春。244-245。
- 83 岡田謙介・鮫島宗明・玖村敦彦。1985。根-根面-土壤系における有機物のダイナミクス。第5報 ^{14}C トレーサー実験によるトウモロコシ根の有機物排出の解析-その1-。日作紀。54:別(2)102-103。
- 84 岡田謙介・鮫島宗明・玖村敦彦。1985。根-根面-土壤系における有機物のダイナミクス。第6報 ^{14}C トレーサー実験によるトウモロコシ根の有機物排出の解析-その2-。日作紀。54:別(2)104-105。
- 85 岡田謙介・鮫島宗明・玖村敦彦。1985。根-根面-土壤系における有機物のダイナミクス。第7報 ^{14}C トレーサー実験によるトウモロコシ根の有機物排出の解析-その3-。日作紀:別(2)106-107。
- 86 Patrick, J. W. 1972. Distribution of assimilate during stem elongation in wheat. Aust. J. biol. Sci. 25:455-467.
- 87 Pearson, C. J. 1974. Daily changes in carbon-dioxide exchange and photosynthate translocation of leaves of Visia faba. Planta. 119:59-70.
- 88 Perry, T. O. 1971. Dormancy of trees in winter. Science. 171:29-36.
- 89 Piringer, A. A. and D. H. Scott. 1964. Interrelation of photoperiod, chilling, flower cluster and runner production by strawberry. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 84:295-361.
- 90 Plancher, B. und W. D. Naumann. 1977. Veränderungen des Abscinsäure-Gehaltes Erdbeerpflanzen im Spätherbst und Winter im Vergleich zu ihrer Austriebsbereitschaft. Gartenbauwiss. 42:13-18.
- 91 Plancher, B. und W. D. Naumann. 1977. Die Reaktion kühlgarter Erdbeerpflanzen (Frigopflanzen) auf eine spätere Kaltebehandlung. Gartenbauwiss. 42:92-95.

- 92 Priestley, C. A. 1972. The responses of young apple trees to supplementary nitrogen and their relation to carbohydrate resources. *Ann Bot.* 36:513-524.
- 93 Rawson, H. M. and L. T. Evans. 1971. The contribution of stem reserves to grain development in a range of wheat culture of different height. *Aust. J. Agric. Res.* 22:851-863.
- 94 Röss, W. R. and T. Reynolds. 1958. A solvent for the paper chromatographic separation of glucose and sorbitol. *Nature.* 18:1767-768.
- 95 Ryle, G. J. A. 1972. A quantitative analysis of the uptake of carbon and of the supply of ^{14}C -labelled assimilates to areas of meristematic growth in Lolium temulentum. *Ann Bot.* 36:497-512.
- 96 Ryle, G. J. A. and C. E. Powell. 1974. The utilization of recently assimilated carbon in graminaceous plants. *Ann. appl. biol.* 77:145-158.
- 97 Ryle, G. J. A. and C. E. Powell. 1975. Defoliation and regrowth in the graminaceous plant: The role of current assimilate. *Ann. Bot.* 39:297-310.
- 98 Ryle, G. J. A., J. M. Cobby, and C. E. Powell. 1976. Synthetic and maintenance respiratory losses of $^{14}\text{CO}_2$ in unculm barley and maize. *Ann Bot.* 40:571-586.
- 99 Russell, C. R. and D. A. Morris. 1983. Patterns of assimilate distribution and source-sink relationships in the young reproductive tomato plant (Lycopersicon esculentum Mill.). *Ann Bot.* 52:357-363.
- 100 Samish, R. M. 1954. Dormancy in woody plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 18:183-204.
- 101 佐野泰. 1973. 球根アイリスの休眠と発芽について. *園学雑.* 42:170-174.
- 102 Shiroya, M. 1968. Comparison of upward

downward translocation of ^{14}C from a single leaf of sunflower. Plant physiol. 43:1605-1610.

- 103 Shisido, Y. and Y. Hori. 1977. Studies on translocation and distribution of photosynthetic assimilates in tomato plants II. Distribution pattern as affected by phyllotaxis. Tohoku J. Agr. Res. 82-95.
- 104 Shishido, Y. and Y. Hori. 1979. Studies on translocation and distribution of photosynthetic assimilates in tomato plants. III. Distribution pattern as affected by air and root temperatures in the night. Tohoku J. Agr. Res. 3:87-94.
- 105 穴戸良洋. 1982. 同化産物の転流と外的・内的要因. 昭57年秋季園芸学会小集会発表要旨. 15-30.
- 106 穴戸良洋・堀裕・鹿野昭一. 1982. きゅうりの果実肥大に及ぼすBAの影響. 園学要旨. 昭57秋. 196-197.
- 107 鈴木芳夫・山崎肯哉・鈴木晴夫. 1973. イチゴの休眠と体内炭水化物含量の変化. 園学要旨. 昭48秋. 140-141.
- 108 高橋和彦編. 1972. 農業技術体系 (イチゴ). 養賢堂.
- 109 高橋和彦・荒井和夫・成川昇. 1975. 休眠突入回避のための加温・長日処理がイチゴ“宝交早生”の光合成に及ぼす影響. 野菜試年報. 昭49年. 22-24.
- 110 高井隆次. 1966. イチゴの生育に及ぼすchillingの影響と品種間差異について. 園試報. C4. 73-86.
- 111 高井隆次. 1970. イチゴの生育に及ぼすchilling温度の影響およびchillingと日長の相互作用. 園試報. C6. 91-101.
- 112 高井隆次. 1972. イチゴ品種の休眠と栽培. 東北地方における現状と問題点. 園学シンポジウム要旨. 昭47秋. 37-43.
- 113 田村順介. 1976. 促成イチゴの生産性に関する生理生態的研究 (第2報) イチゴの生育に及ぼす温度、植物ホルモン、着果の影響及び同化産物の転流について. 園学要旨. 昭51秋. 194-195.
- 114 田辺賢二・林真二・山本雄慈. 1976. イチゴの休眠に関する生理学的研究 I. 休眠期の生育相ならびに休眠の推移に伴うクラウン内の生長物質の動き. 鳥大農研報. 28:1-9.
- 115 田辺賢二・林真二・平田尚美. 1979. イチゴの休眠に関する生理学的研究 II.

低温要求期における昼間温度が休眠打破におよぼす影響。鳥大農研報。31:9-15.

- 116 橘昌司. 1982. キュウリ・クロダネカボチャの根の脂肪酸組成に及ぼす根温の影響. 園学要旨. 昭57秋.
- 117 巽穰・堀裕. 1967. そ菜の光合成に関する研究. II. 温度および光の強さとそ菜幼植物の同化特性. 園試報. A9:181-188.
- 118 巽穰・堀裕. 1973. そ菜の光合成に関する研究, III. トマトおよびキュウリ苗における同化度の日変化. 園試報. A12:101-112.
- 119 Terry, N. and D. C. Mortimer. 1972. Estimation of the rates of mass carbon transfer by leaves of sugar beet. Can. J. Bot. 50:1049-1054.
- 120 塚本洋太郎・上野善和. 1957. グラジオラス球茎の休眠(第3報)炭水化物含量の変化と休眠の関係. 園学雑. 26:137-140.
- 121 土岐知久. 1975. 施設栽培における適環境条件の生理的研究. 第2報 日中の光条件が果菜類の温度管理に及ぼす影響. 千葉農試報. 16:31-42.
- 122 Wardlaw, I. F. and H. K. Porter. 1967. The redistribution of stem sugars in wheat during grain development. Aust. J. Biol. Sci. 20:309-318.
- 123 Wardlaw, I. F. 1982. Assimilate movement in lolium and sorghum leaves. III. Carbon dioxide concentration effects on the metabolism and translocation of photosynthate. Aust. J. Plant Physiol. 9:705-713.
- 124 Waring, P. F. 1969. The control of bud dormancy in seed plants.
- 125 Went, F. W. 1957. The experimental control of plant growth. 輪田潔・富田豊訳. 植物の生育と環境. 1959. p142-165. 朝倉書店. 東京.
- 126 White, P. R. 1927. Studies of the physiological anatomy of strawberry. J. Agr. Res. 35:481-492.
- 127 Yang, Y. S., Y. Hori. and R. Ogata. 1980. Studies on retranslocation of accumulated assimilates in "Delaware" grapevines. II. Retranslocation of assimilates accumulated during the previous growing sea-

son. Tohoku J. Agr. Res. 31:109-119.

- 128 吉岡宏・高橋和彦・新井和夫・長岡正昭. 1977. 果菜類における光合成産物の動態に関する研究. I. トマトの ^{14}C 同化産物の転流・蓄積に及ぼす夜温、地温並びに生育中の照度、N濃度処理の影響. 野菜試報. A3:31-41.
- 129 吉岡宏・高橋和彦. 1979. 果菜類における光合成産物の動態に関する研究. II. トマトの生育に伴う ^{14}C 同化産物の転流・分配と摘心及びしゃ光の影響. 野菜試報. A6:71-84.
- 130 吉岡宏・高橋和彦. 1979. 果菜類における光合成産物の動態に関する研究. III. トマト果実の肥大・成熟に伴う Sink 能の変化と Source-Sink の関係. 野菜試報. A6:85-103.
- 131 吉岡宏・高橋和彦. 1981. 果菜類における光合成産物の動態に関する研究. V. トマトにおける ^{14}C 光合成産物の昼夜間の転流割合と、転流・分配に及ぼす光・夜温の影響. 野菜試験報. A9:63-81.
- 132 吉岡宏・高橋和彦. 1984. 果菜類における光合成産物の動態に関する研究 (第18報) トマト葉柄中の光合成産物の転流速度に及ぼす温度の影響. 園学要旨. 昭59秋. 266-267.
- 133 Ismail, A. M. A. and G. R. Sagar. 1981. The influence of leaf age, leaf position and sinks on the rate of export and partition of ^{14}C at different stages of development following assimilation of $^{14}\text{CO}_2$ by a single leaf of *Vicia faba* L. J. Hort. Sci. 56:55-63.